AZƏRBAYCAN MİLLİ ELMLƏR AKADEMİYASI
НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК АЗЕРБАЙДЖАНА
AZERBAIJAN NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES

X Ə B Ə R L Ə R

B İ O L O G İ Y A E L M L Ə R İ

И З В Е С Т И Я

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

P R O C E E D I N G S

BIOLOGICAL SCIENCES

Cild 66 № 1

Bakı - Elm - 2011

AZƏRBAYCAN MİLLİ ELMLƏR AKADEMİYASININ

XƏBƏRLƏRİ

BİOLOGİYA ELMLƏRİ

Cild 66 Nömrə 1 2011

Bu nömrənin elektron variantına www.science.az saytında baxmaq olar

MÜNDƏRİCAT СОДЕРЖАНИЕ CONTENTS



ISSN: 2078-3388

«ELM» REDAKSİYA-NƏŞRİYYAT VƏ POLİQRAFİYA MƏRKƏZİ

Məqalələr xeber-biol@mail.ru elektron ünvanına göndərilməlidir. Mümkün olmadığı halda çap olunmuş və diskə yazılmış versiyanı «Elm» Redaksiya-Nəşriyyat və Poliqrafiya Mərkəzinə göndərə bilərsiniz. Ünvan: «Azərbaycan Milli Elmlər Akademiyasının Xəbərləri (biologiya elmləri) Redaksiyası», İstiqlaliyyət küç., 10, Bakı AZ1001, Azərbaycan.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 5-52 (2011)

Фотосинтез, Фотодыхание и Продуктивность Генотипов Пшеницы и Сои

Д.А. Алиев[1,2]
[1]*Отдел физиологии растений и биотехнологии Научно-исследовательского Института земледелия, Министерство сельского хозяйства Азербайджанской Республики, Пиршаги, Баку AZ1098, Азербайджан*
[2]*Отдел фундаментальных проблем биологической продуктивности, Институт ботаники НАН Азербайджана, Бадамдарское шоссе, 40, Баку AZ1073, Азербайджан, E-mail: aliyev-j@botany-az.org*

Представлены результаты многочисленных измерений, накопленные в течение 40 лет, по интенсивности газообмена с использованием инфракрасного газоанализатора (URAS-2T, Германия), по фотосинтетическому метаболизму углерода с применением $^{14}CO_2$ и по активности фермента первичной фиксации CO_2 РБФК/О у разнообразных генотипов пшеницы и сои, выращенных в посеве на большой площади и контрастных по параметрам фотосинтетических признаков и продуктивности. Установлено, что высокопродуктивные генотипы (7-9 т/га) пшеницы с оптимальной архитектоникой обладают более высокой интенсивностью ассимиляции CO_2 в онтогенезе листа. Для высокопродуктивных генотипов наряду с высокой интенсивностью потенциального и истинного фотосинтеза характерны высокие величины фотодыхания. Наблюдается параллельное увеличение интенсивности истинного фотосинтеза и фотодыхания в онтогенезе. Генотипы со средней (4-5 т/га) и низкой урожайностью (3 т/га) характеризуются относительно низкой интенсивностью ассимиляции CO_2 и низкой интенсивностью фотодыхания. Отношение истинного фотосинтеза и фотодыхания у генотипов с различной продуктивностью равно в среднем 3:1. Величина фотодыхания у контрастных генотипов составляет около 28-35% от интенсивности фотосинтеза. Изменение активности РБФ-оксигеназы в ходе развития флаговых листьев и у элементов колоса аналогично РБФ-карбоксилазной активности. Оксигеназная активность РБФ у высокоурожайных генотипов пшеницы выше по сравнению с низкоурожайными генотипами. Скорость биосинтеза основной транспортной формы углерода – сахарозы и продуктов гликолатного метаболизма также коррелирует со скоростью ассимиляции CO_2 и активностью РБФ/О. Высокопродуктивные генотипы характеризуются большей скоростью биосинтеза и суммарной величиной фонда глицин+серин, а также имеют более высокую интенсивность фотодыхания. Характер изменения скорости биосинтеза и суммарного фонда глицин+серин, соотношение карбоксилазно-оксигеназной активности РБФ и интенсивности ассимиляции CO_2 предрасполагают к параллельному изменению интенсивности фотосинтеза и фотодыхания в онтогенезе листа. Высокая интенсивность фотосинтеза и фотодыхания в совокупности с благоприятными фенотипическими признаками, оптимальным индексом листа и архитектоникой определяют высокую продуктивность генотипов пшеницы и сои. Исходя из этого, в противоположность создавшемуся за много лет представлению о расточительстве фотодыхания, результаты многочисленных измерений по различным аспектам фотодыхания позволяют утверждать, что фотодыхание является одним из эволюционно-сформировавшихся жизненно-важных метаболических процессов у зеленых растений. Стремление различными способами снизить этот процесс с целью повышения продуктивности растений несостоятельно. Впервые получен гомогенный препарат фосфогликолатфосфатазы (ФГФ-аза, КФ 3.1.3.18), ключевого фермента фотодыхания из эукариотического организма – зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* и расшифрованы его нуклеотидные и аминокислотные последовательности (NCBI Nucleotide 1:AB052169). Поскольку метаболические процессы фотодыхания в листе на свету протекают одновременно с фотосинтезом, возможно, выделенная энергия используется для обеспечения определенных реакций фотосинтеза.

Ключевые слова: *фотосинтез, фотодыхание, продуктивность, архитектоника, газообмен, метаболизм углерода, РБФК/О, генотипы пшеницы, генотипы сои, посев*

ВВЕДЕНИЕ

В основе высокой продуктивности растений ведущая роль принадлежит фотосинтезу (Алиев, 1974). Фотосинтез – это уникальный процесс, в ходе которого световая энергия используется для превращения двуокиси углерода в сахара. Приблизительно 92% всех сосудистых растений, использующих только путь Кальвина-Бенсона, относится к C_3-растениям, поскольку первым продуктом усвоения CO_2 у них является трехуглеродное соединение – 3-фосфоглицериновая кислота (ФГК). У растений, обладающих C_3-метаболизмом, одновременно с фотосинтезом протекает прямо противоположный процесс, который затрагивает как кислородный, так и углекислотный газообмен растения. Этот процесс происходит только на свету и связан с фотосинтетическим метаболизмом, и поэтому был назван фотодыханием. Фотодыхание открыто в 1955 году И. Деккером (Decker, 1955). Фотосинтез и фотодыхание – тесно связанные процессы, в основе которых лежит бифункциональная активность центрального фермента фотосинтеза - рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы (Рубиско, КФ 4.1.1.39). Процесс фотодыхания связан с оксигеназной активностью РБФК, функция которой состоит в фиксации углекислого газа (Lorimer and Andrews, 1973). Присоединение CO_2 к субстрату данного фермента приводит к образованию двух молекул фосфофглицериновой кислоты. Фермент Рубиско помимо сродства к CO_2 имеет и сродство к кислороду, в результате чего вместо двух молекул фосфофглицериновой кислоты образуется одна молекула фосфоглицериновой кислоты (идущая в цикл Кальвина) и одна молекула фосфогликолевой кислоты (с нее начинается фотодыхательный гликолатный цикл) (Ogren and Bowes, 1971). В ходе реакций фотодыхательного метаболизма поглощается кислород и выделяется углекислый газ. Процесс фотодыхания требует согласованной работы трех органелл клетки: хлоропластов, пероксисом и митохондрий (Рис. 1). В клетках мезофилла пероксисомы, хлоропласты и митохондрии очень часто располагаются рядом, что является доказательством интенсивного обмена веществ между этими органеллами. В настоящее время достаточно хорошо изучен биохимический механизм протекания процессов фотодыхания. Начальный этап фотодыхания происходит в хлоропластах. По мнению большинства исследователей, исходным субстратом для процесса фотодыхания служит гликолат. Реакции, связанные с фотоокислительным превращением РБФ и образованием фосфогликолата, считаются ключевыми в процессе фотодыхания (Somerville and Ogren, 1979; Andersson, 2008). Под действием ключевого фермента фотодыхания - фосфогликолатфосфатазы (ФГФ-аза) фосфогликолат превращается в гликолат, который покидает хлоропласты и поступает в пероксисомы. Метаболизм углерода в фотодыхании описывает последовательность серии реакций так называемого «гликолатного пути», большая часть которых локализована в пероксисомах и митохондриях.

Фотосинтез и фотодыхание - это интенсивно протекающие процессы, затрагивающие редокс-обмен между внутреклеточными компартментами. В частности, фотодыхательный путь непосредственно взаимодействует с каскадами редокс-сигналов, контролирующих рост и развитие растений, а также защитные ответные реакции.

Процесс фотодыхания изучается более 50 лет. За длительное время исследований интенсивность фотодыхания фигурировала в качестве отрицательной величины в определении зависимости продуктивности растений от фотосинтеза. Многие исследователи фотодыхания, оценивая его значения, полагали, что потери углерода при фотодыхании происходят за счет использования свежеобразованных продуктов, в связи с чем этот процесс представлялся расточительным. Исходя из этого, предлагалось искать пути ингибирования или снижения процесса фотодыхания с помощью биохимических средств или генетическим способом с целью повышения продуктивности растений (Zelitch, 1966, 1971, 1973, 1975; Zelitch and Day, 1973; Hough, 1974; Chollet and Ogren, 1975; Kelly and Latzko, 1976; Ogren, 1976, 2003; Servaites and Ogren, 1977; Holaday and Chollet, 1984; Somerville, 2001; Igarashi et al., 2006; Long et al., 2006; Kebeish et al., 2007; Khan, 2007; Mueller-Cajar and Whitney, 2008; Maurino and Peterhansel, 2010; Peterhansel et al., 2010; Peterhansel and Maurino, 2011). Однако поиск видов с низким уровнем фотодыхания и высокой продуктивностью не увенчался успехом. Любое вмешательство в функции растения приводило к снижению роста и продуктивности. Небольшая часть исследователей считала фотодыхание полезным в жизни растений (Barber, 1998; Evans, 1998; Eckardt, 2005). Если учесть очень высокие скорости фотодыхания, сравнимые только со скоростями фотосинтеза, оставалось непонятным, почему столь расточительный процесс растраты энергии не исчез в ходе эволюции. Наоборот, возник сложный ферментный аппарат для рециклации фосфогликолата – неизбежного продукта РБФ-оксигеназной реакции (Tolbert, 1997). По сути то, что фотодыхание не полностью исчезло у эволюционно продвинутых C_4-растений (Dever et al., 1995; Zelitch et al., 2008), а также обнаружение у них фотодыхательных ферментов

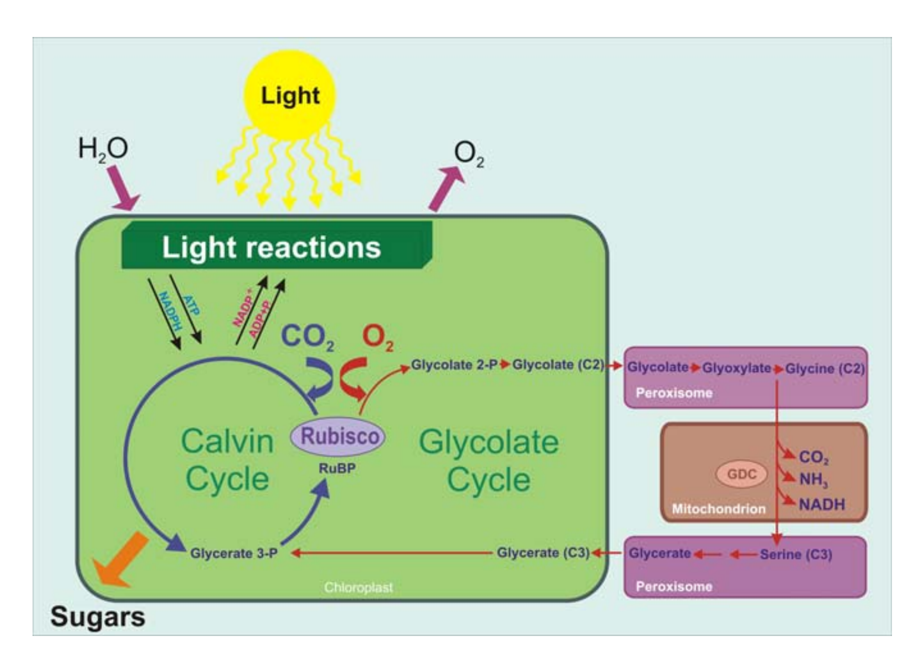


Рис. 1. Схематическое изображение фотосинтеза и фотодыхания.

(Popov et al., 2003; Majeran et al., 2005) отражает функциональную значимость этого пути. Изучение фотодыхания занимает центральное место в истории современной биологии растений (Eckardt, 2005; Maurino and Peterhansel, 2010; Peterhansel et al., 2010; Peterhansel and Maurino, 2011). Многие ученые работают над разрешением этой дилеммы. Открыты пути последовательности биохимических реакций, гены ключевых ферментов фотодыхания, энергетика, редокс-сигналы, транспортеры фотодыхательных интермедиатов (Leegood et al., 1995; Booker et al., 1997; Wingler et al., 1999; Mamedov et al., 2001; Мамедов и др., 2002; Мамедов и Сузуки, 2002; Eisenhut et al., 2006; Schwarte and Bauwe, 2007; Foyer et al., 2009; Peterhansel et al., 2010). Однако, нет единогласного мнения о роли этого процесса в фотосинтезе и продуктивности растений. Особенно важно отметить, что исследования по фотодыханию проводились, в основном, в контролируемых лабораторных условиях. Результаты таких исследований не могут отображать реальные условия окружающей среды.

В настоящей работе представлены многолетние результаты экспериментов по взаимосвязи интенсивности фотосинтеза, фотодыхания и продуктивности генотипов пшеницы и сои, выращенных в полевых условиях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для достижения поставленной цели создан богатейший генофонд пшеницы, охватывающий несколько тысяч генотипов – стародавние, аборигенные генотипы народной селекции и интродуцированные из мирового генофонда, в частности, ***CIMMYT, ICARDA*** и др. региональных центров мира, контрастные по фотосинтетическим признакам, продуктивности и толерантности к водному стрессу (Рис. 2). Генотипы были выращены в идентичных полевых условиях на большой площади на опытном участке Апшеронской экспериментальной базы Института земледелия при оптимальном режиме минерального питания и водообеспечения, а также в фитотроне (Рис. 3). Генотипы также выращивали при нормальном водообеспечении и при сильном дефиците воды, установленном в отделе физиологии растений Института земледелия в результате многолетних исследований морфофизиологических особенностей данных сортов. Площадь учетной делянки – 54 м^2, повторность опытов – не менее 4. Объектами исследований служили многочисленные разнообразные генотипы озимой пшеницы, наиболее характерные из которых приведены в данной работе. Основными признаками подбора этих генотипов служили урожайность, фенотипические показатели растений (длина стебля, площадь и архитектоника листовой поверхности и др.), продолжительность вегетативного периода и другие морфофизиологические признаки, а также устойчивость к засухе (Рис. 4 - 11) (Алиев и Казибекова, 1977; Алиев и др., 1982; Алиев, 1983, 2002). По ориентированным под теми или иными углами наклона листьям растения создают посев с поникающими (угол наклона 30-40º от вертикали), полувертикальными (20-27º) и прямостоячими (10-18º) листьями. Сорта интенсивного типа – короткостебельные, листья с вертикальной ориентацией, высокоурожайные; экстенсивного типа – длинностебельные, с поникающими листьями и

горизонтальной ориентацией, низкоурожайные. Были использованы контрастные по архитектонике сорта мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): Гырмызы гюль и Азаматли-95 – короткостебельные (длина стебля 85-90 и 60-75 см, соответственно), интенсивные, с вертикально ориентированными мелкими листьями, высокоурожайные (7-9 т/га), Гийматли-2/17 – короткостебельный (85-95 см), интенсивный, с широкими поникающими листьями, высокоурожайный (7 т/га) и Kansas-63323 – среднестебельный (90 см), с мелким колосом и мелкими листьями и урожайностью 3 т/га; сорта твердой пшеницы (*Triticum durum* L.): Шираслан-23 и Гарагылчыг-2 – короткостебельные (78 и 82-85 см), интенсивные, с вертикальной ориентацией листьев, с потенциальной урожайностью 6-8 т/га, Шарк и Кавказ – среднестебельные (110-120 см), полуинтенсивные, с полувертикальным расположением листьев, среднеурожайные (4-5 т/га), Овиачик-65 (***CIMMYT) -*** короткостебельный (60-70 см), с прямостоячими листьями, средним урожаем 6 т/га, Гырмызы бугда и Сары бугда – длинностебельные (150-180 и 125-150 см), экстенсивные, с поникающими листьями с горизонтальной ориентацией и урожайностью 3 т/га. Кроме сортов Kansas-63323, Овиачик-65 (***CIMMYT***) и Кавказ (***Краснодарский НИИСХ***), все остальные являются сортами местной селекции (Рис. 12) (Каталог, 2000; Алиев, 2006).

Объектами исследования служили также генотипы сои (***Glycine max* (L.) Merr.**), отличающиеся по росту (40-110 см), продолжительности вегетационного периода, урожайности (2-4 т/га) и другим морфофизиологическим признакам (Рис. 13). Все генотипы выращены в полевых условиях на большой площади с соблюдением правил опытного дела (Рис. 14). Опыты проводились на орошаемом участке экспериментальной базы Азербайджанского НИИ земледелия.

В течение онтогенеза определяли основные показатели фотосинтетической деятельности: площадь листьев, стеблей, колосьев, интенсивность фотосинтеза и фотодыхания.

Для измерения интенсивностей газообмена листьев различных ярусов и других ассимилирующих органов использовали инфракрасный газоанализатор URAS-2T («Хартман и Браун», Германия) с короткой экспозицией в атмосфере $^{14}CO_2$ целого растения в посевах (Рис. 15). Пределы измерений - 0,005-0,05 % CO_2, погрешность ±0,5 % от верхнего предела шкалы (Вознесенский, 1977; Алиев и др., 1996 а). Величина концентрации CO_2 в исследуемом воздухе регистрировалась автоматическим самописцем. Измерения велись в открытой системе в токе воздуха, включенном по дифференциальной схеме (Карпушкин, 1971). Для этого исходный поток воздуха делится на две части. Одна половина проходит через осушитель водяных паров, заполненный хлористым кальцием, через фильтр, далее через контрольную кювету газоанализатора. Другая половина проходит через листовую камеру, осушитель, фильтр, затем измерительную кювету. Скорость тока воздуха через всю систему регулировали при помощи игольчатых кранов и ротометра. При этом газоанализатор регистрировал разность концентрации CO_2 на входе и выходе листовой камеры. По разности концентрации CO_2 и по скорости проходящего воздуха через листовую камеру определяли интенсивность газообмена листьев, заключенных в листовую камеру. Для измерений использовали герметичную камеру-прищепку площадью 0,1 дм^2, которая имеет два входа и выхода тока воздуха, отдельно омывающих верхнюю и нижнюю части листовой поверхности.

Во время измерений камера подключалась к неотдаленным от растения листьям различных ярусов с сохранением их естественного расположения и ориентации и экспонировалась на солнечном свету до выхода газообмена на стационарный уровень. Перед каждым измерением газообмена определяли концентрацию CO_2 в воздухе в непосредственной близости от камеры с листом. Ночное дыхание определяли с использованием описанной аппаратуры без включения термостата – в условиях установившейся ночной температуры. В жаркое время дня для предотвращения перегрева листьев в камере использовали световой фильтр СЗС-24 (Вознесенский, 1977; Алиев и др., 1996 а). Фотодыхание определяли двумя методами - в атмосфере без CO_2 и в атмосфере с пониженным содержанием кислорода (2%) (Šesták et al., 1971; Ахмедов, 1986). В первом случае после выхода фотосинтеза на стационарный уровень через камеру с листом пропускается воздух, лишенный CO_2. Прирост CO_2 на выходе из камеры служит показателем для расчета фотодыхания. По второму методу после выхода фотосинтеза на стационарный уровень в камеру подавали воздух с пониженным содержанием кислорода и измеряли полученные значения фотосинтеза. Величину фотодыхания определяли как разницу между значением фотосинтеза при низком и обычном содержании кислорода в воздухе.

Газоанализатор был размещен в передвижной лаборатории - автомашине, что позволяло осуществлять многочисленные измерения на посевах различных генотипов за короткое время при сохранении высокой чувствительности установки в полевых условиях и, не нарушая естественный ход физиологических процессов в целых растениях (Рис. 15).





Рис. 2. Генофонд пшеницы Института земледелия.



Рис. 3. Опытные посевы Отдела физиологии растений и биотехнологии Института земледелия.





Рис. 4. Генотипы пшеницы с контрастной архитектоникой.





Рис. 5. Сорт пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Гырмызы гюль с идеальной архитектоникой.





Рис. 6. Сорт пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Гийматли-2/17.





Рис. 7. Сорт пшеницы (*Triticum durum* L.) Баракатли-95.





Рис. 8. Засухоустойчивые сорта пшеницы (*Triticum* L.), выведенные Отделом физиологии растений и биотехнологии Института земледелия.



Рис. 9. Профессор Джалал Алиев на экспериментальном пшеничном поле Института земледелия.



Рис. 10. Генотип озимой пшеницы.





Рис. 11. Опытные посевы Института земледелия.





Рис. 12. Сорта пшеницы (*Triticum durum* L.) и (*Triticum aestivum* L.), выведенные Отделом физиологии растений и биотехнологии Института земледелия.



Рис. 13. Генотипы сои (*Glycine max* (L.) Merr.) – низкоурожайный (Волна) и высокоурожайные (Комсомолка и Высокорослая-3) (слева-направо).



Рис. 14. Посевы генотипов сои в период интенсивного роста.






Рис. 15. Приборы, используемые для изучения фотосинтеза и фотодыхания в полевых условиях.

Фотосинтетический метаболизм углерода и утилизация основных продуктов фотосинтеза изучались радиометрическим методом при естественных концентрациях CO_2 (0,03%) и O_2 (21%) (Алиев и др., 1996 а, б). В экспериментах для введения $^{14}CO_2$ в различные органы растений использовалась открытая газовая система. Необходимый запас воздуха с меченой углекислотой готовился и содержался под высоким давлением в 10-ти литровом стальном баллоне с игольчатым краном. Использовалась термостатированная листовая камера объемом 50 см^3, изготовленная из органического стекла. Для введения $^{14}CO_2$ в целые растения использовали прозрачные полиэтиленовые мешочки. Опыты проводились при прямом солнечном освещении. Вначале фотосинтез выводился на стационарный уровень в токе атмосферного воздуха, после этого через листовую камеру пропускали меченый воздух из баллона со скоростью 1 л/мин с удельной радиоактивностью 1000 мБк/л CO_2. После 10-минутной экспозиции растения извлекали из листовой камеры и быстро фиксировали кипящим этиловым спиртом. Повторность экспериментов 4-5 кратная. Радиохимический анализ фиксированного растительного материала проводился по общепринятой методике (Вознесенский и др., 1965; Кээрберг и др., 1970). Водно-спирторастворимые продукты разделяли при помощи двумерной хроматографии на бумаге. Измерение радиоактивности фракций и отдельных соединений проводилось сцинтилляционным счетчиком SL-30 в диоксановом сцинтилляторе стандартным составом. Радиоактивность фракций и отдельных соединений просчитывали с учетом коэффициента самопоглощения.

В полевых условиях для исследования

транспорта и распределения продуктов фотосинтеза в листья определенных ярусов в процессе фотосинтеза в течение 15-20 мин вводился $^{14}CO_2$ с естественной концентрацией и удельной радиоактивностью 200 мБк/л CO_2 с дальнейшим приготовлением образцов для определения их радиоактивности. После окончания экспозиции (20 мин) камеру снимали с растения и через 24 ч или в конце вегетации растения извлекали из почвы, фиксировали сухим жаром, расчленяли на анализируемые части и сушили. После определения массы органов их измельчали, готовили образцы (Алиев и др., 1996 б) и определяли радиоактивность. Радиоактивность рассчитывали на единицу массы и на орган. Радиоактивность образцов измерялась торцовым счетчиком СБТ-13 в слое полного поглощения.

Интенсивность истинного фотосинтеза определялась в коротких экспозициях (15-30 сек) в $^{14}CO_2$. Интенсивность наблюдаемого фотосинтеза и темнового дыхания на свету измерялись инфракрасным газоанализатором INFRALYT-4. Доля фотодыхания оценивалась исходя из значений истинного и наблюдаемого фотосинтеза, а также темнового дыхания (Джангиров, 1987).

Для определения активности ферментов листья пшеницы промывали, срезали оба конца и гомогенизировали механическим дезинтегратором типа MPW-302 в течение 3 мин в 0,05 М трис-HCl буфере, pH 8,5, содержащем 1мМ дитиотрейтола (ДТТ), 5 мМ $MgCl_2$, 1 мМ ЭДТА, 1% поливинилпирролидона К-25 («FERAK»). Гомогенизацию элементов колоса проводили в ступке после разделения колоса на отдельные элементы. Гомогенат отжимали через 4-слойную марлю и центрифугировали 10 мин при 1000×g, затем 30 мин при 5000×g. Осадок отбрасывали, а супернатант служил источником исследуемых ферментов.

Активность РБФК определяли спектрофотометрическим методом («ULTRASPEC, LKB», Швеция) при оптической плотности 340 нм и 30ºC, основанном на количественном определении 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК) в присутствии фосфоглицераткиназы и глицеральдегидфосфатдегидрогеназы (Алиев и др., 1988, 1996 а; Aliyev et al., 1996). Реакционная среда содержала 0,05 М трис-HCl буфер, pH 7,8, 0,05 М $NaHCO_3$, 0,01 М $MgCl_2$, 0,005 M DTT, 0,01 M ATP, 0,25 mM NADH, 0,3 mM РБФ, 10 Е глицеральдегидфосфатгидрогеназы, 10 Е фосфоглицераткиназы и 0,2-0,4 мг белка исследуемого препарата. Контрольный вариант содержал все компоненты, кроме NADH.

Активность РБФ/О измеряли амперометрическим методом (Романова, 1980; Алиев и др., 1988, 1996 а; Aliyev et al., 1996). Реакционная среда содержала 50 мМ трис-HCl буфер, pH 8,6, 5 M $MgCl_2$, 0,5 мМ РБФ, 1-3 мг белка предварительно активированного ферментного препарата. Фермент активировали инкубацией его при комнатной температуре в течение 5-10 мин в присутствии 10 мМ $NaHCO_3$ и 5 мМ $MgCl_2$ при pH 8,6.

Скорость электронного транспорта измеряли спектрофотометрическим методом.

Ассимиляционную поверхность листьев измеряли с помощью автоматического измерителя площади «AAC-400» («Kayashi» Delkon Co LTD, Япония). Удельную поверхностную плотность листа рассчитывали по отношению его сухой массы к площади.

Показатели водного режима определялись согласно методике (Методические указания ВИРа, 1987; Boyer, 1995). Повторность определения относительного содержания воды и водного дефицита была десятикратной.

Определение белка в растворах производили по методу Лоури (Lowry et al., 1951).

Все этапы очистки фермента ФГФ-азы проводились при температуре 4°C. Клетки *Chlamydomonas reinhardtii* 2137 mt+ выращивались фотоавтотрофно при естественном уровне концентрации CO_2 (продувание воздухом) при 25°C как было описано ранее (Mamedov et al., 2001; Мамедов и др., 2002; Мамедов и Сузуки, 2002). ФГФ-азу обнаруживали с использованием метода окрашивания на активность в виде белой полосы после инкубации гелей в течение 15 мин при 25°C в 20 мМ MES-BTP буфере (pH 8,3), содержащем 5 мМ $MgCl_2$, 5 мМ $CaCl_2$ и 4 мМ фосфогликолат. Неокрашенная полоса ФГФ-азы была вырезана и гомогенизирована или в буфере А (pH 7,1), содержащем 5 мМ $MgCl_2$, для сбора очищенной ФГФ-азы, или же в Трис-HCl (pH 6,8), содержащем 1% SDS, 2% меркаптоэтанола и 0,001% бромфенола синего, для нанесения на 12,5% SDS-ПААГ.

Разделенные на ПААГ электрофорезе в присутствии Ds-Na белки после промывания геля водой в течение 5 мин., используя аппаратуру полусухого переноса (TransBlot SD, Bio-Rad laboratories, Hercules, CA, США), переносили на поливинилидин-дифлюоридную (PVDF) мембрану. После окрашивания мембраны 0,025%-ным Кумасси бриллиантовым синим R-250 в 40% метаноле, пептидную полоску вырезали и, используя Applied Biosystem Model 577 A (Foster City, CA, США), проводили определение N-концевой аминокислотной последовательности посредством расщепления аминокислот по методу Эдмана.

Нуклеотидную последовательность ДНК определяли, используя набор реактивов (Big Dye Terminator DNA Sequencing Kit) и секвенатор ABI PRISM 377 DNA Sequencer (Applied Biosystems,

Foster City, CA, США) (Mamedov et al., 2001; Мамедов и др., 2002; Мамедов и Сузуки, 2002).

На рисунках и в таблицах представлены средние арифметические значения и стандартные ошибки, рассчитанные по данным не менее 4-х биологических повторностей. Полученные данные статистически обработаны. Статистическая обработка - стандартная (Каплан, 1970; Доспехов, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

60-ти летними комплексными исследованиями фотосинтеза и продуктивности разнообразных генотипов пшеницы в естественных условиях выращивания были определены признаки и показатели фотосинтеза генотипов в посевах, с ходами и величинами которого продуктивность коррелирует наиболее тесно. При этом выделяется основное: 1) архитектоника; 2) ассимиляция CO_2; 3) активность листа в течение суток и вегетации и прочее. Одним из аспектов исследования является фотодыхание.

Согласно разработанной нами ранее концепции (Алиев, 1974; Алиев и Казибекова, 1979, 1988), оптимальная высота растений и благоприятное расположение листьев в посеве компактных форм способствуют эффективному усвоению энергии солнечной радиации и нарастанию вегетативных и хозяйственно ценных органов, т.е. активизируют те узловые звенья продуктивности, которые, в конечном итоге, определяют высокую урожайность сорта «идеального» типа (Алиев, 1983).

Исследованиями многообразия генотипов пшеницы с различными величинами фотосинтетических показателей и продуктивности во взаимосвязи с факторами минерального питания, воды, света и др. показан широкий диапазон вариабельности ассимиляции CO_2 в онтогенезе в зависимости от морфофизиологических признаков генотипов и их донорно-акцепторных отношений (Aliev and Kazibekova, 1995).

В ходе формирования флагового листа интенсивность фотосинтеза постоянно возрастает и достигает максимального значения в фазе колошения (Рис. 16). В обмене CO_2 у самых активных листьев в онтогенезе обнаружено 2 максимума: первый – перед выходом в трубку и второй – перед колошением. Важен поиск генотипов с отсутствием или менее выраженным падением интенсивности фотосинтеза в этот период. При этом высокоурожайные генотипы обладают более высокой интенсивностью поглощения CO_2 во всех периодах жизнедеятельности флагового листа, за исключением периода, охватывающего конец налива зерна. Наблюдаемый характер углекислотного газообмена в конце вегетации у различных генотипов, вероятно, во многом был связан с ранним отмиранием листьев нижележащих ярусов у экстенсивных генотипов. Однако, снижение ассимиляции CO_2 флаговыми листьями генотипов интенсивного типа, по сравнению с экстенсивными, в этот период компенсируется за счет активного поглощения CO_2 листьями нижних ярусов. Высокоурожайные сорта по интенсивности фотосинтеза листьев верхних ярусов (флаговый и второй сверху) значительно превосходят (до 1,5 раза) низкоурожайные сорта.

У сортов интенсивного типа с наилучшей архитектоникой растений в утренние и, особенно, в вечерние часы интенсивность фотосинтеза выше, а послеполуденная депрессия фотосинтеза наступает позже и выражается значительно слабее, чем у сортов полуинтенсивного и экстенсивного типов. Суммарный фотосинтез за день у высокопродуктивных сортов выше, чем у низкоурожайных.

Изучение динамики интенсивности фотосинтеза в онтогенезе показало наличие многократных пиков, характерных для генотипов в зависимости от архитектоники в период определения интенсивности фотосинтеза.

Установлено, что интенсивность фотодыхания у сортов интенсивного типа выше, чем у экстенсивных. Интенсивность фотодыхания достигает своего максимума в фазе колошения, после чего начинается спад (Рис. 17).

У высокоурожайного сорта фотодыхание в периоды от трубкования до формирования и налива зерна держится на высоком уровне, чем у низкоурожайного. С повышением интенсивности фотосинтеза повышается и интенсивность фотодыхания. Фотодыхание следует за ходом фотосинтеза, чем интенсивнее фотосинтез, тем интенсивнее фотодыхание. Дневной ход фотодыхания в общих чертах совпадает с дневным ходом фотосинтеза листьев в различных фазах развития растения. Однако фотодыхание начинается в более поздние часы, чем фотосинтез и прекращается раньше, кривая его хода одновершинна.

Интенсивность ассимиляции CO_2 листьями и другими фотосинтезирующими органами определяется величиной и структурой этих органов, архитектоникой растений как при индивидуальном выращивании, так и в посеве, донорно-акцепторными отношениями, генетически обусловленными у каждого генотипа с учетом всех факторов воздействия (Aliyev, 2001 a). Усредненные результаты из многочисленных измерений представлены в таблице 1.

Генотипы пшеницы характеризуются по величинам – длина, ширина площади листьев,

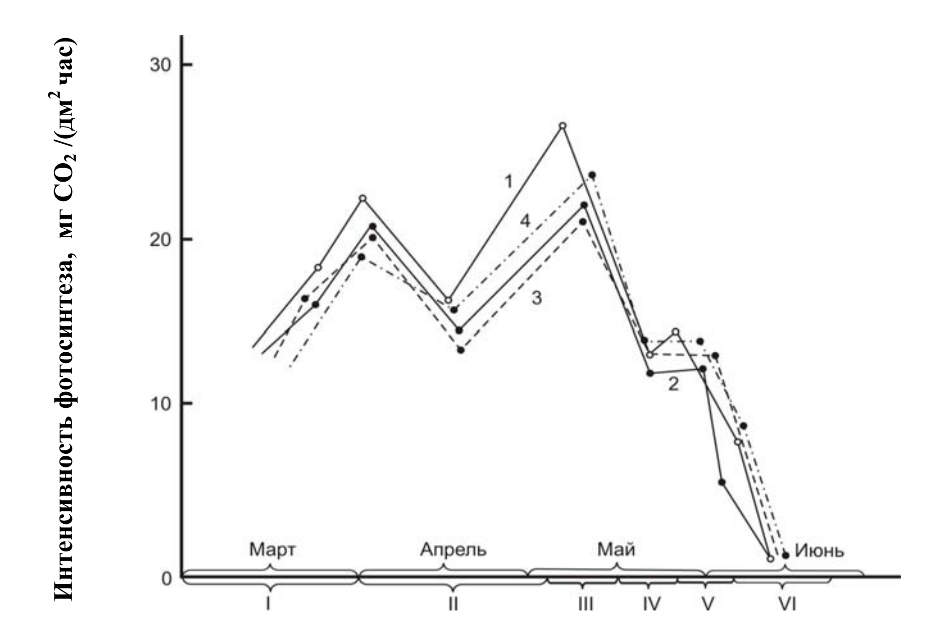


Рис. 16. Онтогенетические изменения интенсивности ассимиляции CO_2 у различных генотипов пшеницы:
1 – Овиачик-65, 2 – Шарк, 3 – Гырмызы бугда, 4 – Кавказ;
I – выход в трубку, II – колошение, III – цветение, IV – формирование и налив зерна.

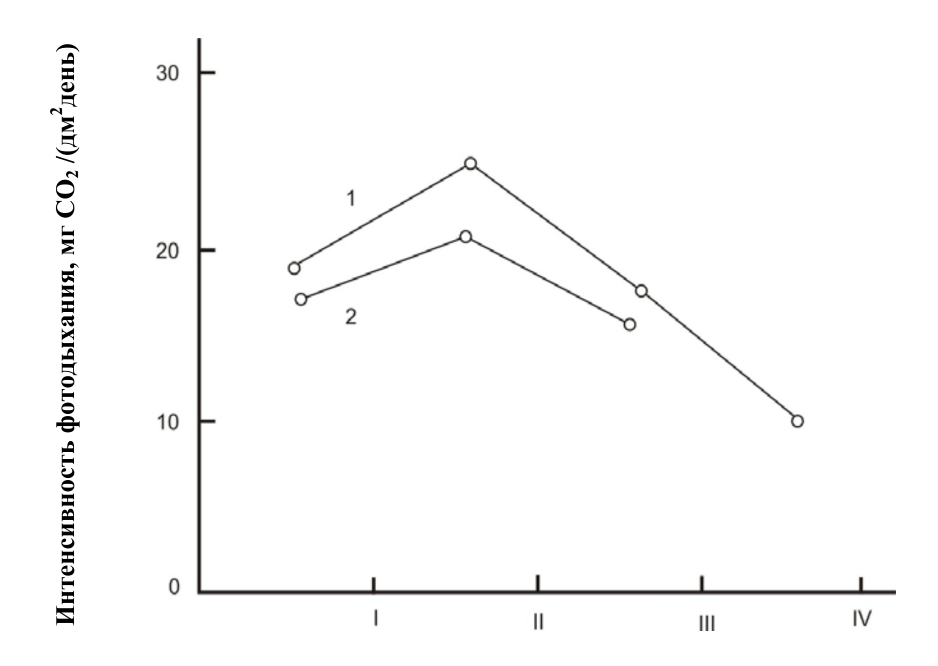


Рис. 17. Онтогенетический ход суммарного фотодыхания у высокопродуктивного (Овиачик-65 – (1)) и низкопродуктивного (Гырмызы бугда – (2)) генотипов:
I – выход в трубку, II – колошение, III – цветение, IV – формирование и налив зерна.

удельная поверхностная плотность (УПП), угол наклона от стебля и положение в пространстве, создающие оптимальную архитектонику наиболее благоприятную для турбулентности и высокой интенсивности ассимиляции CO_2, и, возможно, длительной активной деятельности всех листьев, колоса и других нелистовых органов в период формирования зерна.

Генотипы в два-три раза меньшей площадью листьев дают одинаковый или больший урожай зерна по сравнению с крупнолистными. Генотип Гырмызы бугда с площадью флагового листа 28 см^2 дает 3 т/га, а генотипы с 18-19 см^2 – 7- 9 т/га. У высокоурожайных генотипов – 7-9 т/га площади

Таблица 1. Интенсивность ассимиляции CO_2 и фотодыхания, площадь флагового листа и урожайность зерна генотипов пшеницы

	Генотипы	Потенциальная урожайность зерна, т/га	Средняя площадь флагового листа, см^2	Интенсивность, мг CO_2 /дм^{2}ч	
				Фотосинтез	Фотодыхание
Triticum aestivum L.	Азаматли-95	9	19	34,0±1,7	12,4±0,5
	Гийматли-2/17	7	47	25,2±1,4	8,1±0,4
	Гырмызы гюль	7	18	36,5±2,1	10,9±0,6
Triticum durum L.	Гырмызы бугда	3	28	21,3±1,1	6,2±0,3

* Измерения проводились в фазе колошения – максимальной интенсивности фотосинтеза и завершения формирования роста листа

флаговых листьев различаются примерно в 3 раза. Исследованные сорта озимой пшеницы значительно различаются по интенсивности ассимиляции CO_2 флагового листа. Более высокие значение параметров отмечены у Гырмызы гюль и Азаматли-95, тогда как наиболее низкая ассимиляция CO_2 была обнаружена для сорта Гырмызы бугда. Вертикально ориентированные мелкие листья, создавая оптимальную архитектонику, возможно, способствуют относительно высокой ассимиляции CO_2 функционирующих листьев всех ярусов за период налива зерна.

Сравнительное исследование интенсивности фотосинтеза генотипов пшеницы с контрастной архитектоникой в течение суток показало, что дневные изменения интенсивности фотосинтеза листьев независимо от яруса листьев и генотипов характеризуются двухвершинными кривыми, показывающими резкое возрастание интенсивности фотосинтеза в утренние часы и снижающимися в вечерние (Рис. 18). Фотосинтез флаговых листьев начинается, примерно, около 6 ч утра, быстро возрастает с восходом солнца и достигает своего максимального значения к 11 ч. Затем интенсивность фотосинтеза снижается, и в полдень наблюдалось ее самое низкое значение. После полуденной депрессии фотосинтеза в 17 ч наблюдается второй пик, который повышает фотосинтез.

Не все мелколистные могут быть высокоурожайными. Не все крупнолистные генотипы высокоурожайные или низкоурожайные. Крупнолистным высокоурожайным генотипам необходима достаточная водообеспеченность.

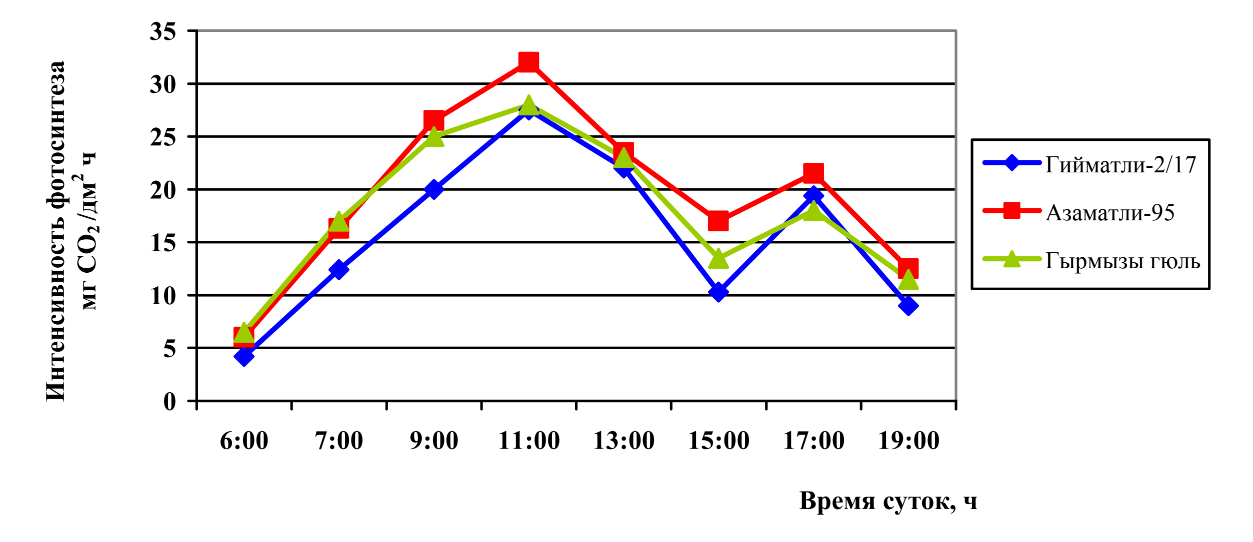


Рис. 18. Суточный ход CO_2 газообмена флаговых листьев генотипов пшеницы с различной архитектоникой в фазе молочной спелости.

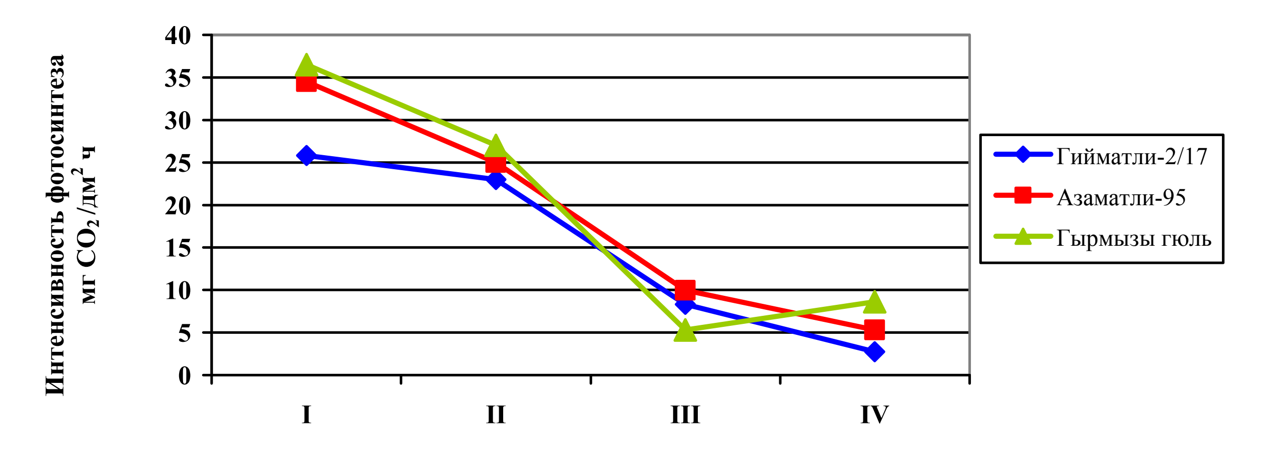
В познании связи ассимиляции CO_2 и фотодыхания с продуктивностью растений учет основных параметров их архитектоники также является существенным (Рис. 19). Данные показывают, что генотипы с вертикально ориентированными короткими и узкими листьями (20-30 см^2), высокой удельной поверхностной плотностью – 600 мг/100 см^2, способные к стабильной продолжительной интенсивной ассимиляции CO_2 (30-40 мг/дм^{2}час) и с высокой толерантностью к водному стрессу, формируют до 10 т/га урожая зерна.

Высокая интенсивность ассимиляции CO_2 не сопровождается низкой интенсивностью фотодыхания. Для высокопродуктивных генотипов характерны высокие величины фотодыхания. Генотипы с урожайностью зерна 7-9 т/га обладают и высокой интенсивностью ассимиляции CO_2, и высокой активностью фотодыхания при соответствующей архитектонике. У генотипов со средней (4-5 т/га) и низкой урожайностью (3 т/га) относительно низкая интенсивность ассимиляции CO_2 и низкая интенсивность фотодыхания.

Данные по газообмену хорошо согласуются с полученными значениями активности ферментов, участвующих непосредственно в фиксации CO_2.

Флаговые листья высокоурожайных генотипов интенсивного типа имеют более высокую активность РБФК и карбоангидразы по сравнению с экстенсивными генотипами во все периоды их формирования (Алиев и др., 1988, 1996 а). Активность РБФ-карбоксилазы, как и интенсивность ассимиляции CO_2, с начала формирования флаговых листьев монотонно увеличивается, достигает своего максимума в конце колошения и затем уменьшается до конца вегетации (Рис. 20). В отличие от них, у высокорослых сортов пшеницы экстенсивного типа активность указанных ферментов, несколько раньше, достигнув своего максимума, быстро падает.

Обращает на себя внимание тот факт, что в ходе развития флаговых листьев активности ферментов карбоангидразы и РБФ-карбоксилазы у исследованных генотипов пшеницы изменяются параллельно, что может свидетельствовать о согласованной работе этих ферментов (Алиев и др., 1988, 1996 а; Aliev and Kazibekova, 1995; Aliyev et al., 1996). Такая корреляция обнаруживается меж-



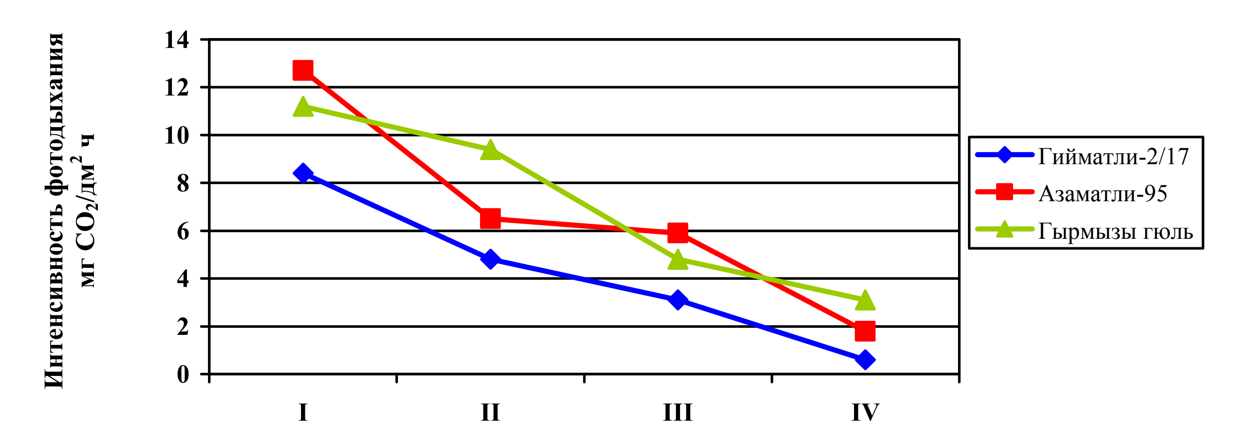


Рис. 19. Онтогенетические изменения интенсивности фотосинтеза (А) и фотодыхания (Б) у генотипов пшеницы с различной архитектоникой:
I – колошение-цветение, II – молочная спелость, III - конец молочной спелости, IV – восковая спелость.

ду интенсивностью ассимиляции CO_2 и активностью этих ферментов у высокоурожайных сортов. Полученные данные показывают, что у высокопродуктивных генотипов пшеницы высокая активность карбоангидразы и РБФ-карбоксилазы играет существенную роль в поддержании ассимиляции CO_2 на высоком уровне (Алиев и др., 1988, 1996 а).

Как и активность РБФ-карбоксилазы, активность РБФ-оксиганазы у высокопродуктивных генотипов больше, чем у низкопродуктивных генотипов пшеницы (Рис. 20 и 21). Изменение активности РБФО в ходе развития флаговых листьев аналогично тому, как это наблюдалось в случае РБФ-карбоксилазной активности. Как известно, РБФК/О катализирует уникальную реакцию карбоксилирования и окисления РБФ с последующим образованием 3-ФГК – первичного продукта фотосинтеза и фосфогликолевой кислоты, которая является субстратом фотодыхания (Zelitch, 1975). С другой стороны, фотодыхание является процессом, в ходе которого теряется часть ассимилированного CO_2. Однако исследованные нами короткостебельные сорта пшеницы, которые имеют высокую активность РБФ-оксигеназы, являются высокоурожайными.

При этом отношение карбоксилазной активности фермента к оксигеназной активности в онтогенезе флагового листа изученных генотипов практически сохраняется на одном уровне, имея тенденцию несколько высокого отношения у интенсивных форм (Гарагылчыг-2 – 19,0±1,4; Шираслан-23 – 18,7±0,9; Гырмызы бугда – 16,0±2,0; Сары бугда – 16,2±1,1) (Рис. 22) (Алиев и др., 1988, 1996 а; Алиев и Казибекова, 2002; Aliev and Kazibekova, 1995). Таким образом, изменение соотношения карбоксилазно-оксигеназной активности в ходе формирования флагового листа имеет определенное генотипическое различие. Следовательно, исследуемые генотипы отличаются по скорости фотосинтеза и фотодыхания.

Активность РБФ-карбоксилазы в различных элементах колоса сильно меняется в зависимости от его развития и от генотипических особенностей растений (Рис. 23). По сравнению с другими органами колоса, как у интенсивных, так и у экстенсивных генотипов, чешуя обладает более высокой карбоксилазной активностью РБФ. В начале формирования зерна активность РФК-карбоксилазы чешуи колоса интенсивного генотипа также выше по сравнению с экстенсивным генотипом. Однако в дальнейшем, до определенного времени, эта активность, рассчитанная на мг белка, у интенсивных генотипов оставалась на одном и том же уровне. Затем, по мере налива зерна как у интенсивных, так и у экстенсивных генотипов происходит заметное увеличение активности РБФ-карбоксилазы чешуи.

Следует подчеркнуть, что во все периоды измерения ости колоса интенсивного генотипа имели более высокую активность РБФ-карбоксилазы по сравнению с экстенсивным генотипом.

Измерение активности РБФ-карбоксилазы в зерновке показало, что зерновки низкоурожайного генотипа по сравнению с высокоурожайными, имеют более высокую активность только в начале измерения. По мере формирования зерна у обоих генотипов наблюдалось постепенное снижение активности фермента.

Измерение активности РБФ-оксигеназы в различных элементах колоса показало, что изменение активности фермента происходит аналогично изменению активности РБФ-карбоксилазы, как это наблюдается во флаговом листе (Рис. 21).

Активность РБФ-карбоксилазы и РБФ-оксигеназы у высоко- и низкоурожайных генотипов по мере налива зерна увеличивается в ости и, особенно, в чешуе. Сопоставление данных, полученных при измерении активности ферментов фотоситеза в онтогенезе флагового листа и элементов колоса, показывает, что резкое увеличение активности этих ферментов в чешуе по времени совпадает со снижением их активности во флаговом листе. Это свидетельствует о том, что в фазе налива зерна элементы колоса, особенно, чешуи, активно участвуют в процессе ассимиляции CO_2 (Алиев, 2002).

Таким образом, совпадение результатов, полученных разными методами и на разных генотипах растений, показывает, что, по-видимому, в ходе селекционного процесса карбоксилазная и оксигеназная активности фермента РБФК/О изменялись параллельно. Каждый генотип пшеницы характеризуется определенным значением соотношения РБФК/О и его изменение при различных воздействиях (в частности, при искусственном нарушении донорно-акцепторных отношений) носит временный характер.

Процесс фотодыхания требует согласованной работы трех органелл клетки: хлоропластов, пероксисом и митохондрий (Рис. 24). Пероксисомы, как и глиоксисомы, относятся к микротельцам. В клетках мезофилла пероксисомы, хлоропласты и митохондрии очень часто располагаются рядом, что является доказательством интенсивного обмена веществ между этими органеллами. В настоящее время достаточно хорошо изучен биохимический механизм протекания процессов фотодыхания. Начальный этап фотодыхания происходит в хлоропластах. По мнению большинства исследователей, исходным субстратом для процесса фотодыхания слу-

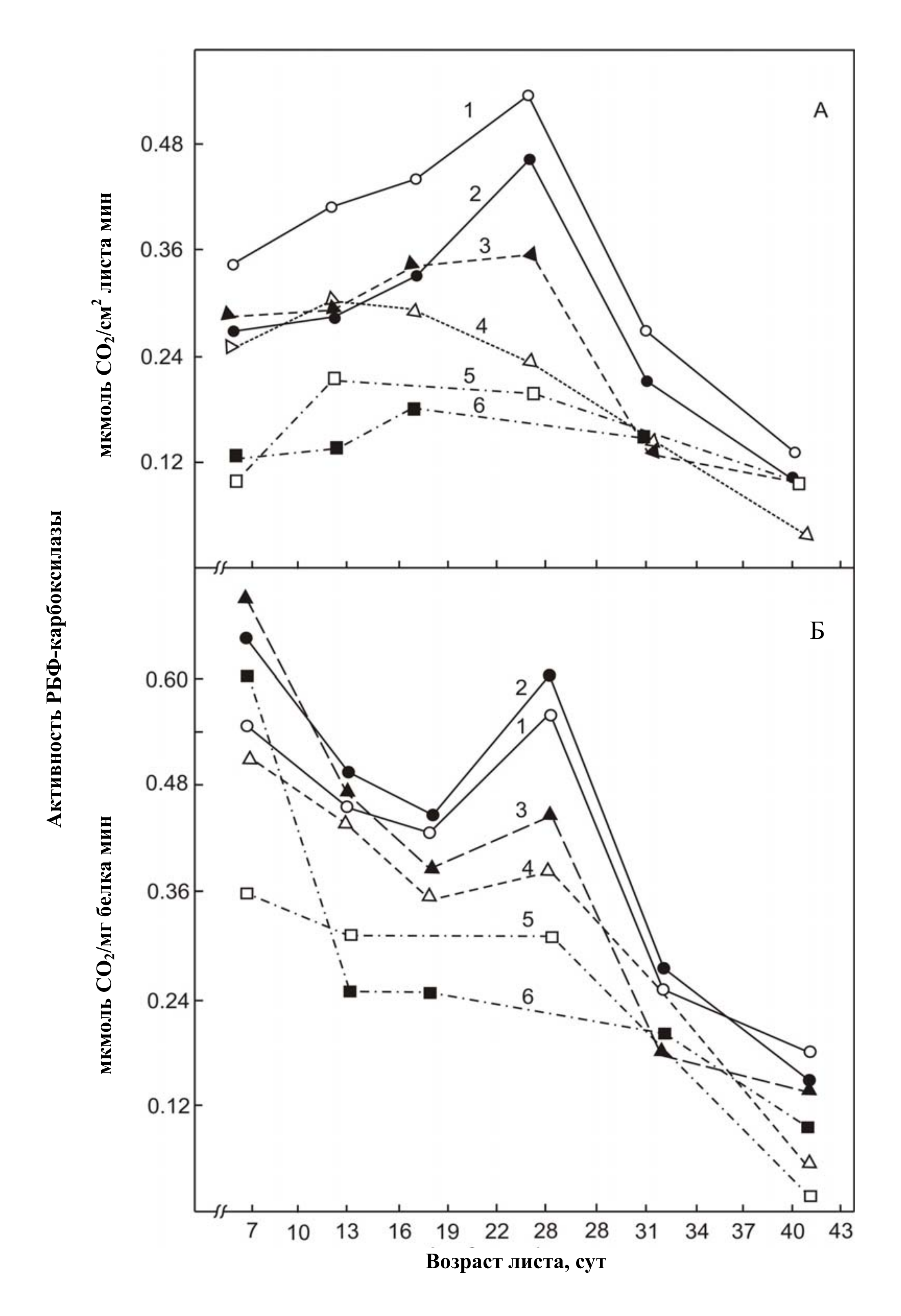


Рис. 20. Изменение активности РБФ-карбоксилазы в онтогенезе флагового листа генотипов пшеницы:

1, 2 – короткостебельные, высокоурожайные; 3, 4 – мелколистные, среднеурожайные; 5, 6 – длинностебельные, низкоурожайные сорта пшеницы.

А – активность фермента, рассчитаная на см^2 листа; Б – активность фермента, рассчитаная на мг белка.

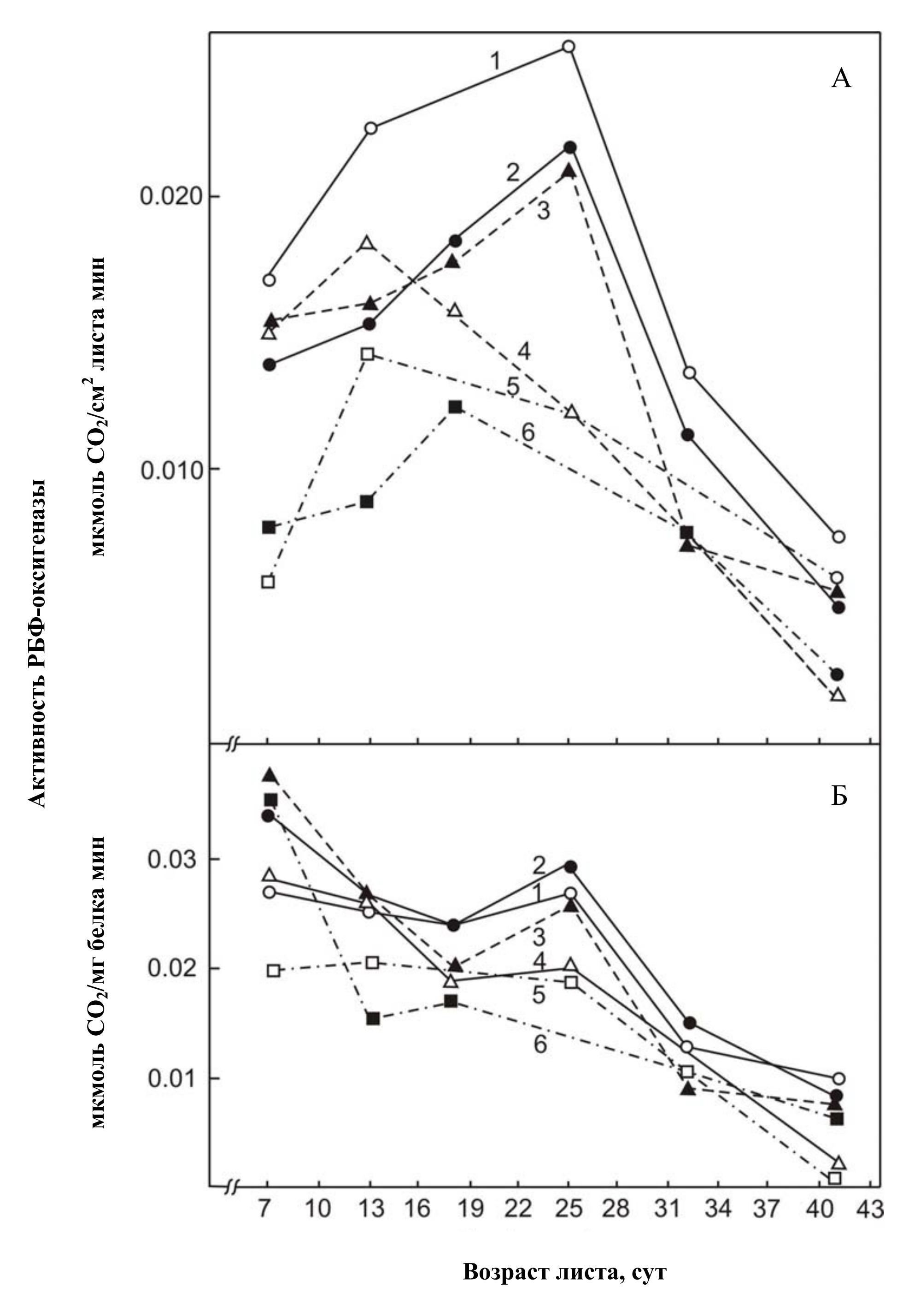


Рис. 21. Изменение активности РБФ-оксигеназы в онтогенезе флагового листа генотипов пшеницы:
1, 2 – короткостебельные, высокоурожайные; 3, 4 – мелколистные, среднеурожайные; 5, 6 – длинностебельные, низкоурожайные сорта пшеницы.
А – активность фермента, рассчитаная на см^2 листа; Б – активность фермента, рассчитаная на мг белка.

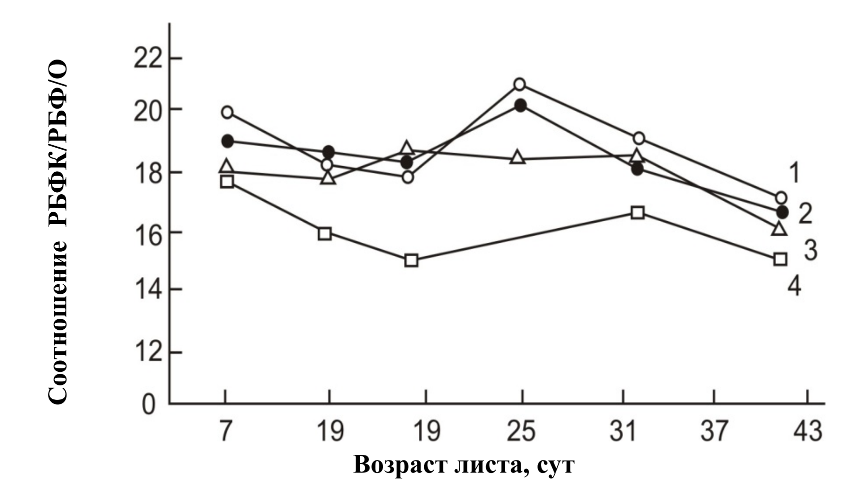


Рис. 22. Изменения соотношения карбоксилазной активности к оксигеназной РБФК/О в онтогенезе флагового листа генотипов пшеницы:
1 – Гарагылчыг-2; 2 – Ширaслан-23; 3 – Гырмызы бугда; 4 – Сары бугда.

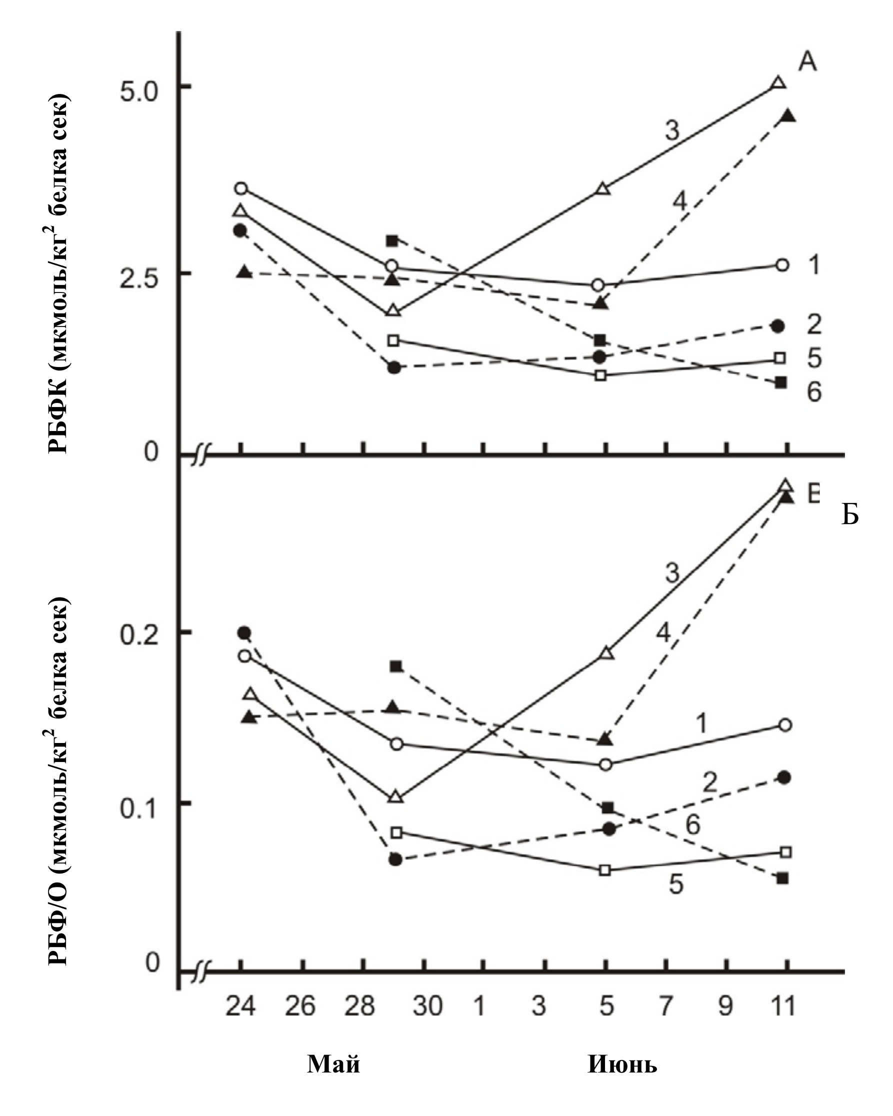


Рис. 23. Изменения активностей РБФ-карбоксилазы (А) и РБФ-оксигеназы (Б) в элементах колоса генотипов пшеницы в ходе налива зерна:
1 - ость, 3 - чешуя, 5 - зерновка короткостебельного, высокоурожайного генотипа Ширaслан-23;
2 - ость, 4 - чешуя, 6 - зерновка длинностебельного, низкоурожайного генотипа Сары бугда.

жит гликолат. Реакции, связанные с фотоокислительным превращением РБФ и образованием фосфогликолата, считаются ключевыми в процессе фотодыхания. В результате оксигеназной активности образуется одна молекула фосфоглицериновой кислоты (идущая в цикл Кальвина) и одна молекула фосфогликолевой кислоты (с нее начинается фотодыхательный гликолатный цикл) вместо двух молекул фосфоглицериновой кислоты. Под действием фермента фосфогликолатфосфатазы (ФГФ-аза) фосфогликолат превращается в гликолат, который покидает хлоропласты и поступает в пероксисомы.

$$\text{РБФ} + O_2 \rightarrow \text{фосфогликолат} + \text{ФГК}$$
$$\text{Фосфогликолат} \rightarrow \text{гликолат} + \text{Ф}_\text{н}$$

Фосфогликолатфосфатаза – ключевой фермент фотодыхания катализирует гидролиз фосфогликолата, образованного в результате оксигеназной активности РБФ-карбоксилазы/оксигеназы. Мутанты, не имеющие ФГФ-азы, не могут развиваться в естественных атмосферных условиях (0,04% CO_2 и 21% O_2) и требуют высоких уровней концентрации CO_2 (Randall, 1976; Husic and Tolbert, 1984; Hall et al., 1987; Suzuki et al., 1990; Norman and Colman, 1991). Возможно это объясняется тем, что фосфогликолат, накапливающийся во время фотосинтеза при естественном уровне концентрации CO_2 в атмосфере, сильно ингибирует фермент триозофосфатизомеразу (Wolfendon, 1970; Anderson, 1971; Suzuki et al., 1999).

Фосфатаза, специфичная по отношению к фосфогликолату, была впервые описана в листьях табака (Richardson and Tolbert, 1961). Позднее было показано, что такой активностью обладают все растения и водоросли (Randall et al., 1971; Randall and Tolbert, 1971). Появление фосфогликолата в клетках млекопитающих было впервые показано Rose и Salon (1979) и подтверждено Spear и Vora (1986). Согласно данным, фосфогликолат синтезируется пируваткиназой *in vivo* (Rose, 1976). Указывается существенное сходство кинетических характеристик животных и растительных ФГФ-аз (Seal and Rose, 1987). Для проявления активности ФГФ-азы требуется двухвалентный катион, такой как Mg^{2+}, и одновалентный анион, такой как Cl^-, в присутствии фосфогликолата в качестве субстрата.

Активность ФГФ-азы была обнаружена в красных кровяных клетках человека и других тканях (Turner and Hopkinson, 1981). Фермент определяется одним автосомальным локусом, отнесенным к 16-ой хромосоме человека (Povey et al., 1980), и проявляет генетический полиморфизм в некоторых этнических группах.

Известно, что фосфогликолат, являющийся специфичным субстратом для ФГФ-азы, обладает активирующим действием на 2,3-бисфосфоглицератфосфатазную активность бифункционального фермента 1,3-фосфоглицератмутазы (БФГМ, КФ 5.4.2.1). В присутствии фосфогликолата фосфатазная активность БФГМ стимулируется более чем в 100 раз (Rose, 1976). Фосфогликолат ингибирует триозофосфатизомеразу (КФ 5.3.1.1) из мышц кролика (Wolfendon, 1970), что активирует распад 2,3-бисфосфоглицерата (Rose and Liebowitz, 1970), который является регулятором сродства гемоглобина к кислороду (Rose et al., 1986). ФГФ, возможно, играет важную роль у млекопитающих, влияя на уровень фосфогликолата.

Таким образом, ФГФ-аза является необходимой для всех автотрофных организмов, а также важной для функционирования человеческих красных кровяных клеток (Rose et al., 1986; Mamedov et al., 2001). По гликолитическому пути может протекать дополнительная реакция, катализируемая бисфосфатглицератмутазой, превращающей 1,3-бисфосфоглицерат в 2,3-бисфосфоглицерат (2,3-БФГ), который может при участии 2,3-бисфосфоглицератфосфатазы (КФ 3.1.3.28) превращаться в 3-фосфоглицерат – метаболит гликолиза. В эритроцитах 2,3-БФГ образуется в значительных количествах и выполняет роль аллостерического регулятора функции гемоглобина. 2,3-БФГ, связываясь с гемоглобином, понижает его сродство к кислороду, способствует диссоциации кислорода и переходу его в ткани. Олигомерный белок гемоглобин способен присоединять к специфическим участкам 4 различных лиганда: O_2, H^+, CO_2 и БФГ. Все эти лиганды присоединяются к пространственно разобщенным участкам, но конформационные изменения белка в месте присоединения одного лиганда передаются на весь олигомерный белок и изменяют сродство к нему других лигандов (Северин, 2006, 2009). Так, количество поступающего в ткани O_2 зависит не только от парциального давления O_2, но и концентрации аллостерических лигандов, что увеличивает возможность регуляции функций гемоглобина.

Дальнейшее превращение гликолата происходит в пероксисомах. Метаболизм углерода в фотодыхании описывает последовательность серии реакций так называемого «гликолатного пути», большая часть которых локализована в пероксисомах и митохондриях (Beevers, 1969; Zelitch, 1972; Tolbert, 1973, 1981, 1997). Окруженные одинарной мембраной пероксисомы являются маленькими, вездесущими эукариотическими органеллами, опосредующими широкий круг окислительных метаболических активностей, варьирующих среди видов, типов клеток и условий окружающей среды, в которых живет

организм (Beevers, 1979; Van den Bosch et al., 1992). Растительные пероксисомы являются весьма важными для физиологических процессов, таких как липидный метаболизм, фотодыхание и биосинтез и метаболизм растительных гормонов (Olsen and Harada, 1995; Reumann and Weber, 2006; Reumann et al., 2009). Пероксисомы отличаются высокой активностью каталазы, флавиновой оксидазы и содержат большую часть ферментов гликолатного пути.

В пероксисомах гликолат при участии флавинсодержащей оксидазы – гликолатоксидазы (КФ 1.1.3.1.) окисляется до глиоксилата. Второй продукт реакции – перекись водорода – благодаря высокому содержанию в пероксисомах фермента каталазы (КФ 1.11.1.6) расщепляется до воды и кислорода (Grodzinski, 1978; Walton and Butt, 1981; Wingler et al., 1999). При участии глицинаминтрансферазы (КФ 2.6.1.4.) глиоксилат преобразуется в глицин (Igarashi et al., 2006). Эта реакция включает перенос аминогруппы с глутаминовой кислоты на глиоксилат. При этом образуется 2-оксиглутаровая кислота.

Дальнейшие реакции фотодыхания протекают в митохондриях. Глицин из пероксисом транспортируется в митохондрии, где происходит реакция конденсации двух молекул глицина с образованием одной молекулы L-серина и выделением одной молекулы аммиака (NH_3) и молекулы углекислого газа (CO_2) (Walker and Oliver, 1986; Oliver, 1994; Bauwe and Kolukisaoglu, 2003; Voll et al., 2006). При декарбоксилировании глицина образуется НАДН, окисление которого в митохондриях связано с дополнительным поглощением O_2. Синтезированный в результате глициндекарбоксилазной реакции ион NH_4^+ вновь очень эффективно фиксируется с образованием глутамата. Окисление глицина до серина сопряжено с появлением трех молекул АТФ. Это количество АТФ более чем достаточно для повторной ассимиляции аммиака с включением его в глутамин, благодаря чему растение не теряет свой азот. На ассимиляцию азота в процессе фотосинтетической ассимиляции углерода расходуется ~13% восстановительной силы. Синтез белков из аминокислот и синтез таких углеводов, как сахароза и крахмал, требуют дополнительных затрат энергии. Другой путь использования восстановленной энергии от окисления глицина заключается в том, что часть ее может быть передана пероксисоме и использована для восстановления гидроксипирувата в глицериновую кислоту.

Образующийся серин возвращается в пероксисому. В присутствии аминотрансферазы (КФ 2.6.1.45) из серина образуется гидроксипируват, который восстанавливается гидроксипируватредуктазой (КФ 1.1.1.29) с образованием глицерола. Дальнейший метаболизм серина может быть также связан с его включением в белки. Глицерат транспортируется из пероксисом в хлоропласты. Локализованная в хлоропластах глицеролкиназа (КФ 2.7.1.31) (Boldt et al., 2005) катализирует превращение глицерола в 3-фосфоглицерат, который затем включается в цикл Кальвина.

Обмен метаболитами между участвующими в фотодыхании компартментами осуществляется транслокаторами во внутренней мембране хлоропластов и митохондрий. Обмен веществ происходит благодаря простым поринам в мембране пероксисом, которые представляют собой интегральные порообразующие мембранные белки, выполняющие прямой неселективный перенос низкомолекулярных соединений (Yu et al., 1983; Weber and Flügge, 2002; Reumann and Weber, 2006; Kaur et al., 2009).

Таким образом, в ходе фотодыхания происходят реакции, связанные с преобразованием гликолата в фосфоглицерат, что сопровождается поглощением кислорода (в хлоропластах и пероксисомах) и выделением CO_2. Исходя из этого, общий баланс газообмена в листьях на свету складывается из двух процессов – фотосинтеза и фотодыхания.

В течение жизненного цикла листа меняется не только скорость интегрального фотосинтетического процесса, но и его ферментативная и метаболическая активность. Полученные результаты показывают, что исследованные генотипы проявляют значительные различия и на уровне фотосинтетического метаболизма углерода (Джангиров, 1987; Алиев и др., 1996 а).

В ходе формирования флагового листа интенсивность ассимиляции CO_2 повышается, но максимум поглощения происходит в фазе колошения (Рис. 25 А). Флаговый лист достигает своей максимальной площади в этой фазе (Рис. 25 Б). В фазе цветения интенсивность ассимиляции CO_2 уменьшается и после этого до молочной спелости остается практически постоянной. По мере роста листа и развития активного фотосинтетического аппарата он полностью превращается из акцептора ассимилятов в донор. В онтогенезе флагового листа биосинтез неуглеводных соединений – аланина, малата и аспартата уменьшается в абсолютных и относительных единицах (Рис. 25 В, Г), а биосинтез основной транспортной формы - сахарозы увеличивается (Рис. 26 А). Скорость биосинтеза сахарозы составляла около 80% от общей скорости ассимиляции CO_2 (Джангиров, 1987). Характер биосинтеза сахарозы изменяется подобно изменению общей ассимиляции CO_2 в онтогенезе. В отличие от вышеуказанных соединений, биосинтез крахмала характеризуется большей стабильностью (Рис. 26 А, Б). Величина отноше-

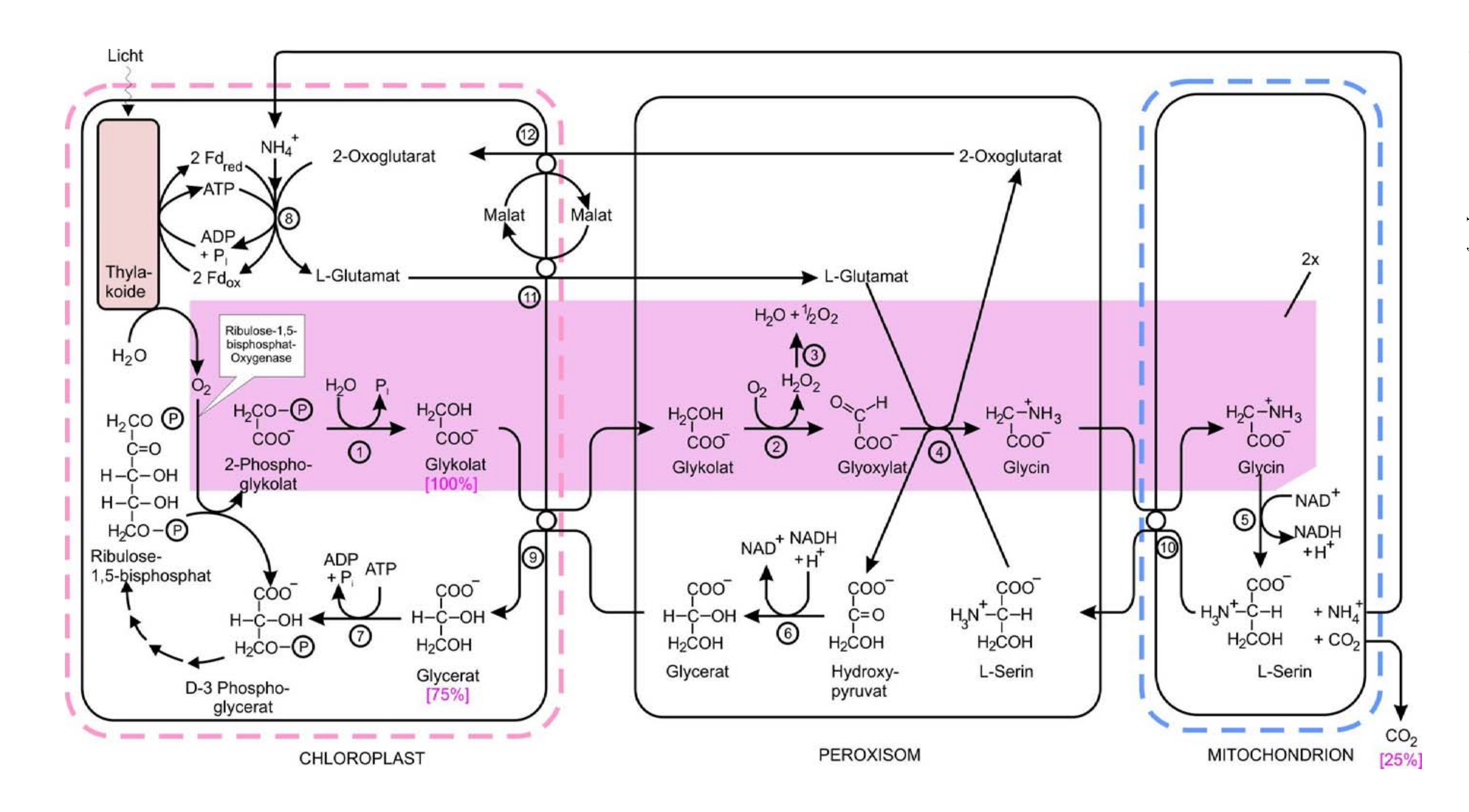


Рис. 24. Последовательность реакций и компартментация фотодыхания (Grafic: E. Weiler) (Bresinsky et al., 2008).

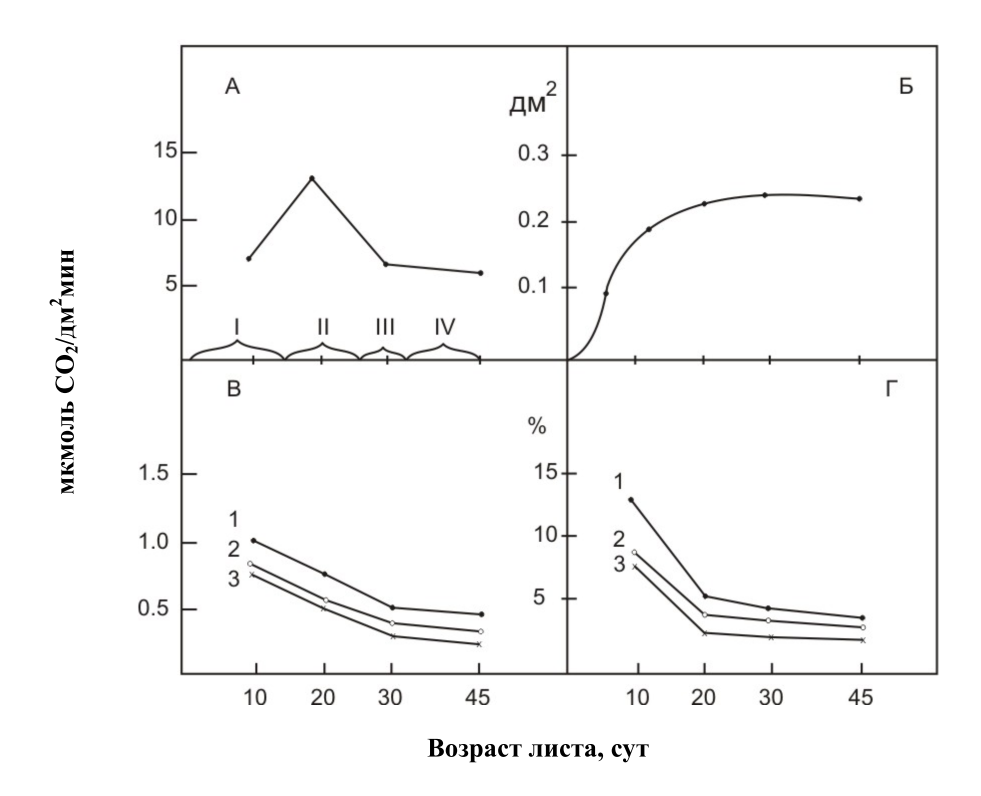


Рис. 25. Биосинтез малата, аспартата и аланина в онтогенезе флагового листа пшеницы сорта Гарагылчыг-2:
I – выход в трубку; II – колошение; III – цветение; IV – налив зерна;
А – скорость фиксации CO_2; Б – площадь листа; В – малат (1), аспартат (2), аланин (3);
Г - то же самое (в процентах к общей скорости фиксации CO_2).

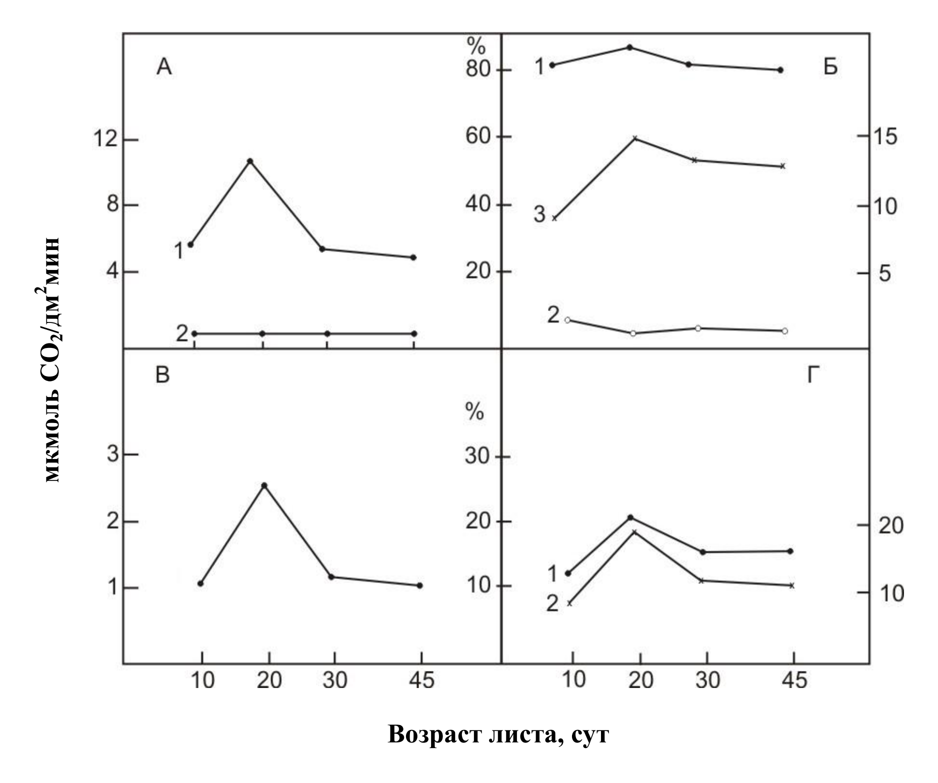


Рис. 26. Биосинтез сахарозы, крахмала и суммарного фонда глицин+серин в онтогенезе флагового листа пшеницы сорта Гарагылчыг-2:
А – сахароза (1), крахмал (2); Б - то же самое (в процентах к общей скорости фиксации CO_2) (1, 2), отношение сахароза/крахмал (3); В – глицин+серин; Г - то же самое (в процентах к общей скорости фиксации CO_2) (1), суммарная величина фонда глицин+серин (2).

ния сахароза/крахмал поддерживается на довольно высоком уровне (Рис. 26 Б).

Исследования показали, что скорость биосинтеза и суммарная величина глицин+серин увеличивалась при переходе от фазы выхода в трубку к колошению, затем уменьшалась к фазе цветения, а далее ее уровень оставался практически постоянным (Рис. 26 В, Г).

Эти характеристики находятся в прямой зависимости от интенсивности ассимиляции CO_2. Известно, что при естественных концентрациях CO_2 и O_2 у C_3-растений биосинтез глицина и серина связан с фотодыхательным путем углерода при фотосинтезе. **Отсюда следует, что коррелирование скорости биосинтеза, а также суммарной величины фонда глицин+серин с фотосинтезом связано с тем, что в онтогенезе листа пшеницы фотосинтез и фотодыхание изменяются пропорционально один другому.**

Приведенные в таблице 2 кинетические характеристики фотосинтетического метаболизма углерода, вычисленные по кинетическим графикам включения $^{14}CO_2$ в продукты фотосинтеза, показали, что радиоуглерод метаболизируется с образованием, в основном, сахаров (основную часть которых составляет сахароза), продуктов гликолатного метаболизма – глицин+серин и, в незначительной степени, амино- и органических кислот, таких как малат, аспартат и аланин. В исследованных фазах флаговые листья прекращали свой рост и превращались из акцептора ассимилятов в активные доноры и, возможно, поэтому скорость включения метки в последние продукты для обеих групп генотипов пшеницы существенно не отличалась и составляла примерно 3-6% от общей скорости ассимиляции $^{14}CO_2$ (Алиев и др., 1996 а, б).

Исследованные генотипы также мало отличались и по включению ^{14}C в крахмал. В отличие от сахаров, включение метки в крахмал составляет не более 5-8%.

Сравнительные исследования фотосинтетического метаболизма углерода показали, что в фазе молочной спелости интенсивные и экстенсивные генотипы по скорости биосинтеза сахарозы и продуктов гликолатного пути практически не различаются и его величина составляет, в среднем, 5,7 и 1,1 мкмоль CO_2/(дм^{2}мин), соответственно. Обращает на себя внимание тот факт, что в фазе колошения значение биосинтеза сахарозы и скорость биосинтеза и суммарная величина фонда глицин+серин выше у короткостебельных интенсивных генотипов по сравнению с экстенсивными. При этом скорость синтеза сахарозы для высокопродуктивных генотипов составляет в среднем 10,8, для низкопродуктивных – 8,0 мкмоль CO_2/(дм^{2}мин); скорость синтеза глицин+серин для высокопродуктивных генотипов приблизительно – 2,7, а для низкопродуктивных генотипов – 1,64 CO_2/(дм^{2}мин). В фазе колошения эти генотипы имели более высокую интенсивность ассимиляции CO_2. По скорости синтеза и суммарной величине фонда глицин+серин также можно судить о скорости фотодыхания. Исходя из результатов экспериментов, можно сказать, что в этой фазе интенсивность фотодыхания также выше у высокопродуктивных генотипов.

Таблица 2. Кинетические характеристики фотосинтетического метаболизма углерода у различных генотипов пшеницы в фазе колошения и молочной спелости

Метаболиты		Гарагылчыг-2		Азаматли-95		Гырмызы бугда		Сары бугда	
		колошение	молочная спелость	колошение	молочная спелость	колошение	молочная спелость	колошение	молочная спелость
Общая ассимиляция, мкмоль CO_2/(дм^2 мин)		12.3	7.0	13.0	7.3	9.6	7.1	9.8	6.8
Аланин	1	0.41	0.21	0.40	0.25	0.36	0.23	0.32	0.20
	2	3.30	3.00	3.20	2.40	3.90	3.20	3.30	2.90
Малат	1	0.70	0.29	0.68	0.30	0.59	0.32	0.56	0.31
	2	5.70	4.10	5.20	4.20	6.10	4.50	5.70	4.60
Аспартат	1	0.49	0.23	0.51	0.24	0.47	0.20	0.50	0.22
	2	4.00	3.30	3.90	3.30	4.90	2.80	5.10	3.20
Глицин+ серин	1	2.50	1.10	2.80	1.20	1.57	1.0	1.70	1.10
	2	20.7	15.7	21.5	16.0	16.4	14.7	17.0	15.7
Сахароза	1	10.6	5.50	10.9	5.80	7.80	5.50	8.20	5.80
	2	86.0	78.0	84.0	79.0	81.0	77.0	82.0	81.0
Крахмал	1	0.70	0.45	0.72	0.48	0.70	0.50	0.65	0.53
	2	5.70	6.40	5.50	6.60	7.30	7.00	6.60	7.80

Примечание. 1 – скорость синтеза, мкмоль CO_2/(дм^{2}мин), 2 – скорость синтеза, % от общей скорости фиксации CO_2. Кинетические характеристики вычислены по кинетическим графикам включения $^{14}CO_2$ в продукты фотосинтеза.

Таким образом, высокопродуктивные и низкопродуктивные генотипы пшеницы практически не различаются по скорости включения $^{14}CO_2$ в крахмал, а также в аланин, малат и аспартат. Однако, скорость включения ^{14}C в продукты гликолатного метаболизма и в сахарозу, также как и интенсивность ассимиляции CO_2 выше у высокопродуктивных генотипов.

Пшеница наряду с большинством сельскохозяйственных культур, относящихся к C_3-растениям, характеризуется относительно высокой величиной выделения CO_2 на свету, которая состоит из фотодыхания и темнового дыхания на свету. К подобному же выводу можно прийти на основании результатов определений соотношения компонентов углекислого газообмена у различных генотипов пшеницы. При этом величина интенсивности наблюдаемого и истинного фотосинтеза выше у высокопродуктивного генотипа Гарагылчыг-2. Значение выделения CO_2 на свету для генотипов Гарагылчыг-2 и Гырмызы бугда составляет 11,4 и 8,7 мг CO_2/(дм^{2}ч), соответственно (Рис. 27).

Выделение CO_2 на свету за счет темнового дыхания близко для исследованных генотипов. Однако, количество выделенного CO_2 на свету за счет фотодыхания оказалось больше у генотипа Гарагылчыг-2 и составило 8,7 и 6,2 мг CO_2/(дм^2 ч), соответственно, для генотипов Гарагылчыг-2 и Гырмызы бугда. При этом, как показали результаты, величина отношения выделения CO_2 на свету за счет фотодыхания к истинному фотосинтезу была близкой у обоих генотипов и составляла приблизительно 22,0 и 21,2%, что также свидетельствует о прямой положительной корреляции интенсивности фотосинтеза и фотодыхания (Джангиров, 1987; Алиев и др., 1996 а).

Допустимо полагать, что высокая интенсивность наблюдаемого фотосинтеза у высокопродуктивных генотипов при больших интенсивностях фотодыхания, возможно, поддерживается за счет большего истинного фотосинтеза. Это положение подтверждается высокими величинами истинного фотосинтеза и количеством выделенного на свету CO_2 за счет фотодыхания. Таким образом, можно говорить о параллельном увеличении интенсивности истинного фотосинтеза и фотодыхания в онтогенезе листа. Отношение истинного фотосинтеза и фотодыхания у генотипов с различной продуктивностью равно в среднем 3:1 с минимальным увеличением данного отношения у интенсивных генотипов. Величина фотодыхания у контрастных генотипов пшеницы составляет около 28-35% от интенсивности фотосинтеза.

На основании этих результатов можно сделать вывод, что попытки обнаружить или получить высокопродуктивные генотипы с высоким фотосинтезом и низким фотодыханием (или же с низкой РБФ-оксигеназой) малоперспективны и целесообразно в селекционной работе ориентироваться на генотипы с высокой активностью карбоангидразы и РБФ-карбоксилазы и с высоким фотодыханием.

Как уже отмечено, высокоурожайные генотипы пшеницы характеризуются более высокими значениями активности РБФ/О и скорости выделения CO_2 при фотодыхании. Эти результаты показывают, что короткостебельные генотипы, полученные современной селекцией, имеющие оптимальную архитектонику, способствующую эффективному использованию солнечной энергии, несмотря на высокую скорость фотодыхания, имеют большую интенсивность наблюдаемого фотосинтеза за счет более высокого значения истинного фотосинтеза, которое, по-видимому, в основном обеспечивается высокой активностью РБФК и карбоангидразы, способствующей эффективной работе РБФК в местах карбоксилирования. С другой стороны, следует отметить, что продукты гликолатного метаболизма сами могут быть использованы в синтезе сахарозы или могут транспортироваться. Тем самым, и они при определенных условиях могут обеспечить активный транспорт ассимилятов, создав при этом, одновременно, условия, поддерживающие фотосинтез на высоком уровне.

Результаты по исследованию транспорта и распределения ассимилятов показали, что чем выше ярусное положение подкормленного листа, тем больше в колос поступает ассимилятов (Алиев и др., 1996 б). При этом в связи с более коротким расстоянием от листьев до колоса и высокой аттрагирующей способностью колоса у высокопродуктивных генотипов из листьев соответствующих ярусов поступает больше ассимилятов, чем у других генотипов. В частности, листья нижних ярусов у высокопродуктивных форм во всех фазах развития более активно участвуют в наливе зерна, чем листья нижних ярусов низкоурожайных генотипов и они удовлетворяются, в основном, за счет ассимилятов, образованных во флаговом листе. У короткостебельного генотипа синтезированные ассимиляты более эффективно используются в образовании зерна и, в меньшей мере, расходуются на увеличение вегетативной массы.

Сорта интенсивного типа отличаются более высокой интенсивностью фотосинтеза колоса (Рис. 28) (Алиев и др., 1987). При одинаковых условиях интенсивность фотосинтеза флагового

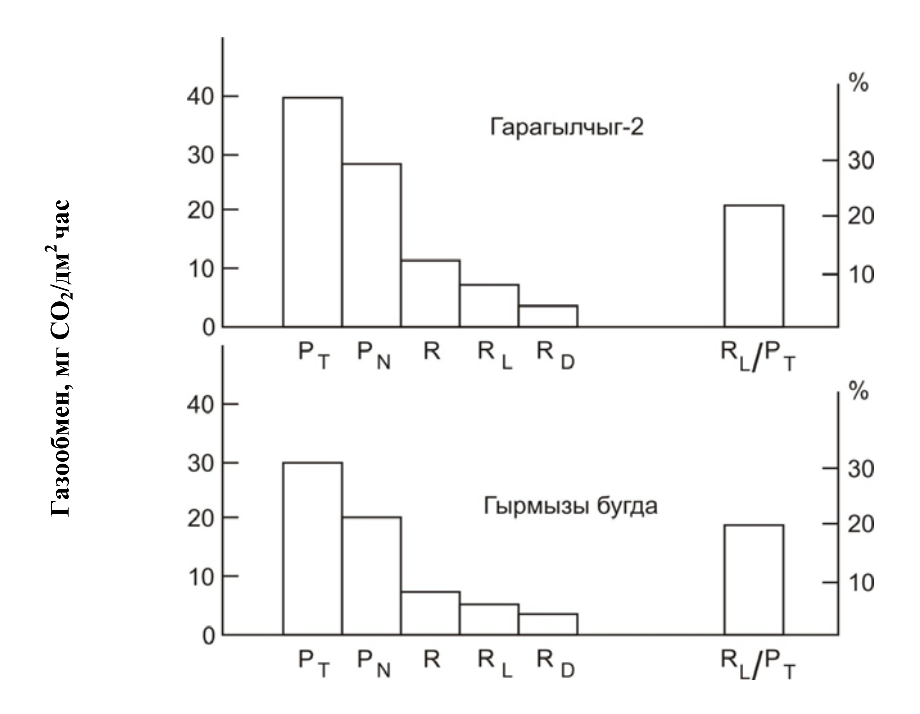


Рис. 27. Компоненты углекислотного газообмена у генотипов пшеницы Гарагылчыг-2 и Гырмызы бугда (в мг CO_2/дм^2 час):
P_T – истинный фотосинтез; P_N – наблюдаемый фотосинтез; R - выделение CO_2 на свету;
R_D - выделение CO_2 на свету за счет темнового дыхания; R_L- выделение CO_2 на свету за счет фотодыхания; R_L/P_T - отношения выделения CO_2 за счет фотодыхания к истинному фотосинтезу (%).

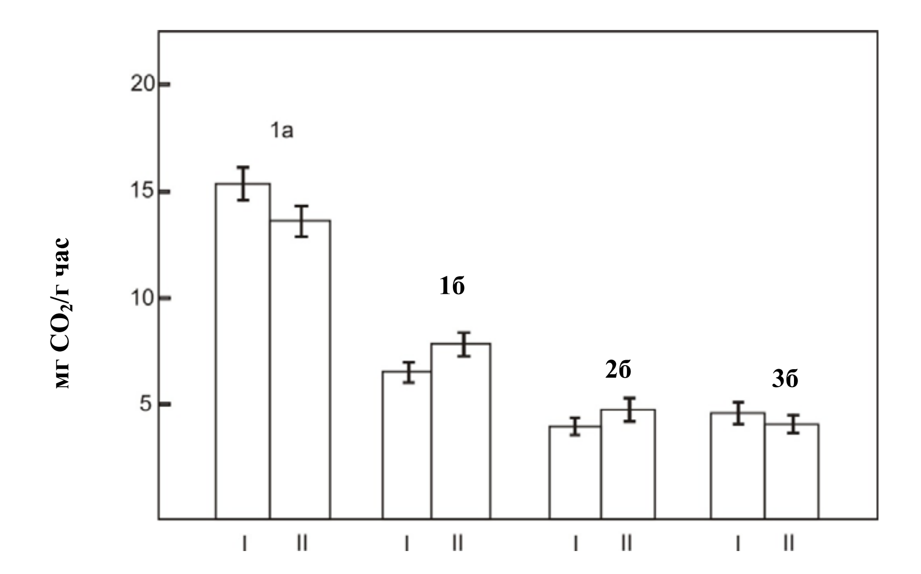


Рис. 28. Интенсивность фотосинтеза колоса различных генотипов пшеницы:
I – цветение, II – молочная спелость; а – флаговый лист, б – колос;
1 – Гарагылчыг-2, 2 – Гырмызы бугда, 3 – Kansas-63323.

листа выше, чем колоса, а колос передает в зерно больше ассимилятов, чем флаговый лист. По-видимому, ассимилирующая масса колоса больше по сравнению с флаговым листом, и ассимиляты колоса непосредственно поступают в зерно.

Доля колоса в создании урожая зерна у высокопродуктивных генотипов больше, чем у низкоурожайных (Таблица 3). При усыхании листьев, роль колоса приобретает особое значение, так как в этот период колос является практически единственным источником ассимилятов, необходимых для завершения налива зерна.

При измененных донорно-акцепторных отношениях с удалением листьев, увеличивается включение ^{14}C в углеводы и снижается включение в продукты гликолатного пути у низкоурожайных

Таблица 3. Радиоактивность колоса в конце вегетации при введении $^{14}CO_2$ в колос и флаговый лист (×10^3 имп/мин)

Генотипы	Гарагылчыг-2		Гырмызы бугда		Kansas-63323	
Фаза введения $^{14}CO_2$ Донор ^{14}C	цветение	молочная спелость	цветение	молочная спелость	цветение	молочная спелость
Колос	75,0±3,8	118,3±5,8	63,1±2,5	86,6±3,5	32,3±1,2	30,4±1,9
Флаговый лист	54,0±2,7	53,1±1,9	41,1±1,8	59,0±2,0	20,6±2,0	21,1±2,6

генотипов, в связи с увеличением донорного потенциала флагового листа. У высокопродуктивных генотипов это проявляется в менее четко выраженной форме. При удалении половины колоса, приводящем к уменьшению его акцепторной силы, у экстенсивных генотипов происходит уменьшение скорости включения ^{14}C в глицин-серин и несколько увеличивается его включение в сахарозу. Одновременно снижается активность всех изученных ферментов, включая РБФО. У интенсивного генотипа удаление половины колоса сопровождается незначительным увеличением скорости включения ^{14}C в глицин-серин и происходит заметное снижение включения метки в сахарозу. У высокопродуктивного генотипа удаление части колоса приводило к снижению активности РБФК во флаговом листе. Однако при этом активности РБФ/О и карбоангидразы несколько увеличивались (Худиев, 1998).

Аналогичные результаты получены при изучении фотосинтеза, фотодыхания и основных позазателей фотосинтетической деятельности у другого широко распрастраненного C_3 типа растений, представителя зернобобовых – сои (*Glycine max* (L.) Merr.). Соя является одним из самых древних культурных растений. Семена культурной сои, иногда называемые «соевыми бобами» - широко распространенный продукт питания, известный в Китае еще с третьего тысячелетия до н.э. В 62 странах мира общая площадь, занятая соей, выращиваемой в качестве универсального продовольственного, кормового и технического бобового растения, составляет более 60 млн га, а валовое производство зерна перевалило за 100 млн. т. По своему составу соя отличается редчайшим для растений правильным соотношением белков, жиров и углеводов и др. ценных веществ: витаминов (А, В, С, Д, Е), минеральных легкоусвояемых солей (Са, К, М, Р), ферментов и фосфатидов. В зерне сои содержится до 50% белка, 27% жира, около 30% углеводов. Из нее изготавливается около 400 видов различных продуктов (Алиев и Акперов, 1995; Aliyev and Akperov, 1998).

В результате многолетних исследований фотосинтетической деятельности у резко отличающихся генотипов сои в различных условиях выращивания выявлены оптимальные морфофизиологические признаки – показатели, определяющие формирование оптимальной структуры посева и создана модель, отвечающая требованиям времени, места и факторам среды (Алиев и др., 1981, 1982 а; Алиев и Акперов, 1985, 1986, 1995; Aliyev and Akperov, 1998). Генотипы сои «идеального» типа при оптимальных условиях выращивания должны максимально использовать факторы среды (свет, вода, элементы питания и др.), характеризоваться высоким гомеостазом, большой продуктивностью фотосинтеза, повышенным синтезом высококачественных белков, компактной формой куста, некрупными листьями с незначительными углами отклонения черешков от стебля и ветвей, многобобовыми кистями, хорошо озерненными бобами и среднекрупными зернами.

Анализ морфофизиологических признаков урожая генотипов сои показывает, что основными факторами урожайности являются условия функционирования всех фотосинтезирующих систем на уровне посева, определяемые условиями возделывания, особенно минеральным питанием и орошением. Показано, что высокий агрофон способствует не только росту урожайности, но и значительному улучшению качества зерна (Алиев и Акперов, 1986). Интенсивные генотипы при оптимальной архитектонике обладают высокой фотосинтетической деятельностью и обеспечивают получение высокого (3-4 т/га) и качественного (40 % белка) урожая сои.

Динамика суточного изменения углекислотного газообмена у различных генотипов сои во многом сходны и имеют некоторые общие закономерности (Рис. 29). Установлено, что независимо от условий выращивания наблюдаемая интенсивность фотосинтеза характеризуется двухвершинными кривыми, резко возрастающей величиной фотосинтеза в утренние часы и полуденной депрессией. С заходом солнца фотосинтетический газообмен переходит в дыхательный. Высокоурожайные генотипы отличаются более высокой интенсивностью фотосинтеза. Применение минеральных удобрений значительно улучшает фотосинтетическую деятельность растений в посеве и влияет на ход изменения суточного газообмена. Это, в основ-

ном, проявляется в максимальных значениях фотосинтеза и дыхания в течение суток (Мирзоев, 1990; Алиев и др., 1992).

Интенсивность фотосинтеза листьев различных генотипов сои, начиная с фазы ветвления, постепенно возрастает и достигает максимального значения у высокоурожайных генотипов (в среднем 24 мг CO_2/дм^{2}час) в период формирования бобов – налива зерна. У низкоурожайных генотипов наибольшая величина интенсивности фотосинтеза (21 мг CO_2/дм^{2}час) приходилась на начало фазы налива зерна, причем продолжалась она короткий период (Рис. 30). Следовательно, в формировании урожая зерна важное значение имеет продолжительность периода формирования бобов – налива зерна (Мирзоев, 1988 а, б; Акперов и Мирзоев, 1990; Алиев и др., 1992). Улучшение условий выращивания значительно способствует активизации фотосинтетической деятельности растений в посеве. При этом интенсивность фотосинтеза повышается на 30-50% (Алиев и др., 1992).

Изменение составляющих углекислотного газообмена, за исключением темнового дыхания, у всех исследованных генотипов в онтогенезе происходит пропорционально (Рис. 31). Максимальная величина этих компонентов наблюдается у низкоурожайных генотипов к 60-дневному возрасту, у высокоурожайных и среднеурожайных к 80-90-дневному возрасту. Отношение истинного фотосинтеза к фотодыханию листьев довольно постоянно и составляет у низкоурожайных сортов в среднем 29% и у высокоурожайных - 35% (Мирзоев, 1988 а, б, 1990; Алиев и др., 1992).

Схожесть в характере изменения интенсивности истинного фотосинтеза и фотодыхания в течение онтогенеза доказывает существование положительной связи между ними. По абсолютной величине темнового дыхания исследованные генотипы сои отличаются незначительно. Результаты опытов показывают, что у выокоурожайных генотипов сои величина фотодыхания больше по сравнению с низкоурожайными генотипами. Поэтому при введении целенаправленных селекционных работ для получения высокоурожайных сортов сои в качестве исходного материала следует обратить внимание и на генотипы с более высоким значением фотодыхания.

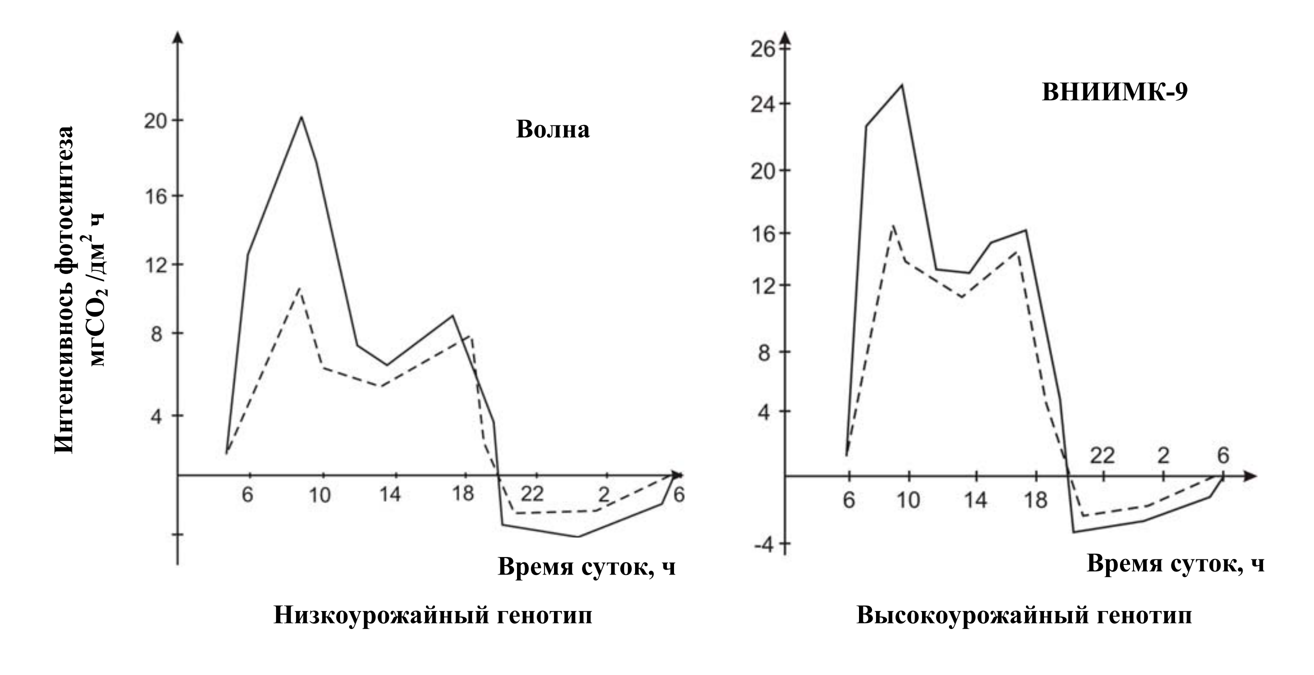


Рис. 29. Суточная динамика интенсивности газообмена листьев различных генотипов сои в фазе налива зерна. Сплошные линии – интенсивность газообмена листьев растений, выращенных при применении минеральных элементов; пунктирные линии – интенсивность газообмена листьев растений, выращенных без применения минеральных элементов (контроль).

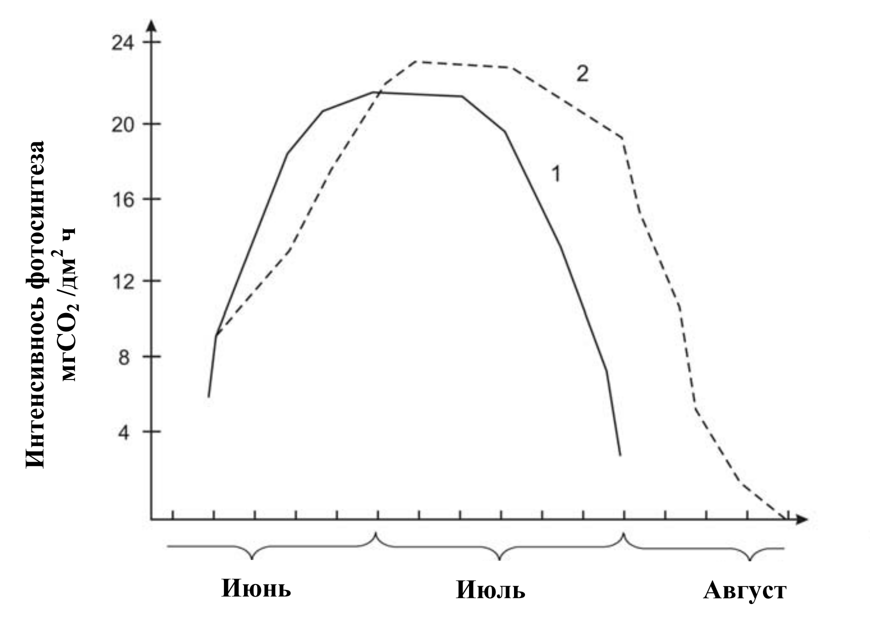


Рис. 30. Онтогенетические изменения интенсивности фотосинтеза у низкоурожайных (1) и высокоурожайных (2) генотипов сои.

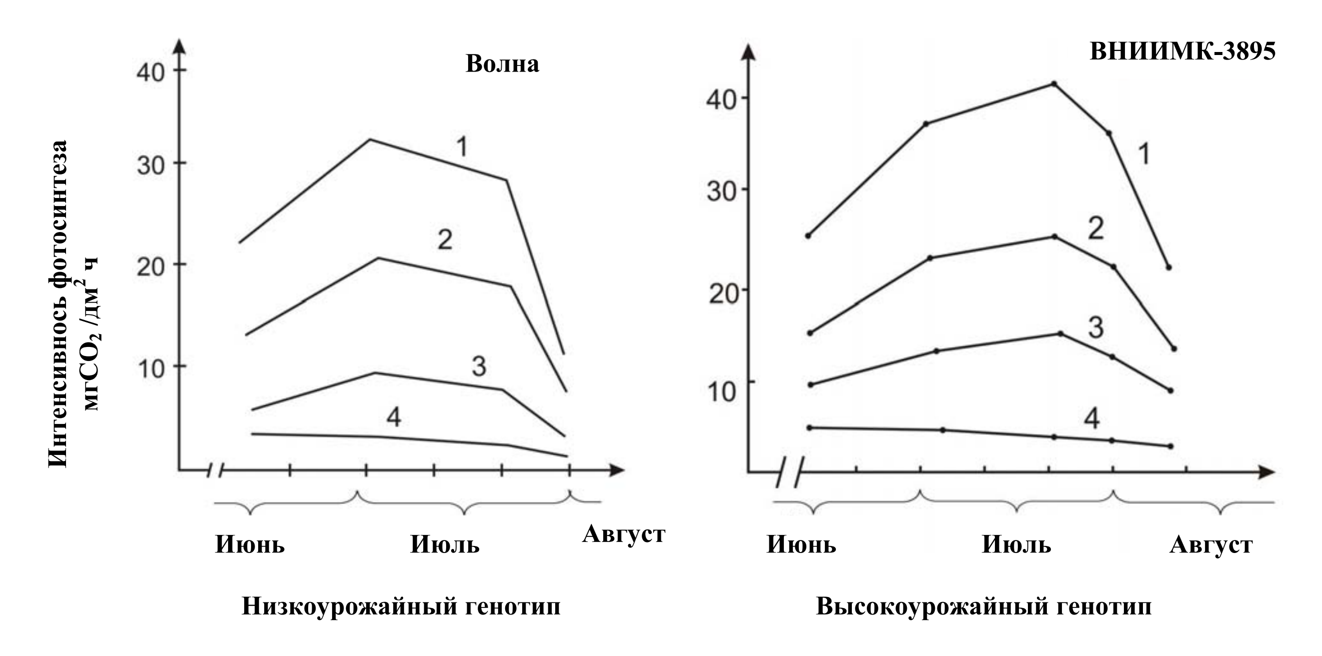


Рис. 31. Составляющие углекислотного газообмена листьев сои:
1 - истинный фотосинтез; 2 - наблюдаемый фотосинтез;
3 - фотодыхание; 4 - темновое дыхание.

Решающим условием формирования урожая в условиях водного стресса является активная фотосинтетическая функция различных ассимилирующих органов и, главным образом, колоса. Засуха, как неблагоприятный фактор внешней среды отрицательно влияет на фотосинтетический газообмен пшеницы, снижая его интенсивность у короткостебельных сортов на 30-40%, у высокостебельных на 35-45%. Листья нижних ярусов больше страдают от засухи, чем листья верхних ярусов. Наибольшее снижение интенсивности фотосинтеза в течение онтогенеза у короткостебельных сортов происходит в фазе цветения и формирования зерна, у высокостебельных сортов - в фазе цветения и молочной спелости (Рис. 32). Следовательно, у интенсивных сортов критическим периодом недостатка воды является конец фазы цветения и формирования зерна, у экстенсивных сортов критический период начинается в начале цветения и охватывает весь дальнейший период онтогенеза (Магеррамов, 1995).

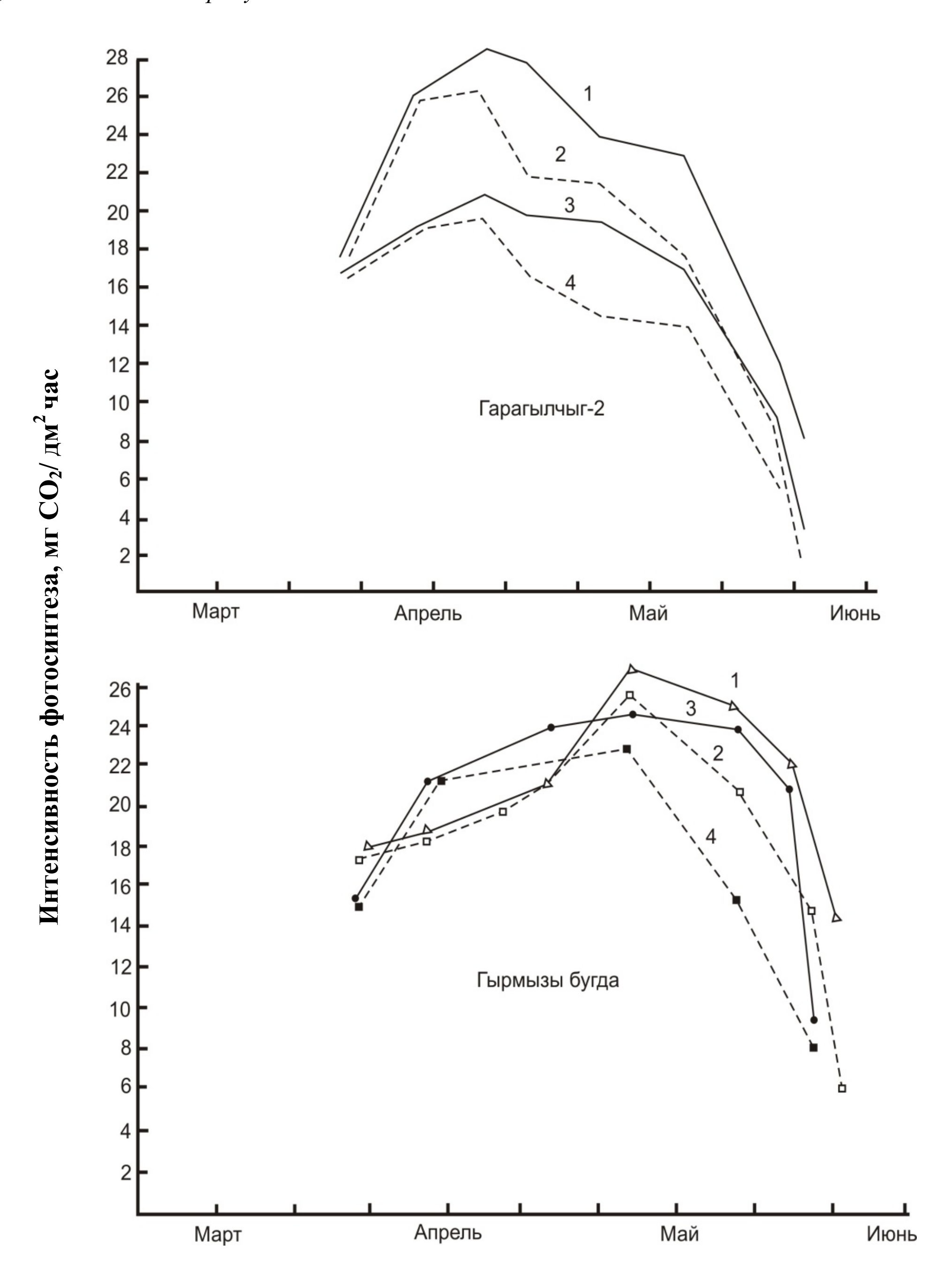


Рис. 32. Изменение интенсивности фотосинтеза листьев пшеницы в течение онтогенеза при нормальном водообеспечении и при недостатке воды: 1, 2 – листья восьмого яруса; 3,4 – листья седьмого яруса; контроль – сплошная линия; опыт – пунктирная линия.

Начиная с фазы колошения и цветения наблюдается сокращение площади листовой поверхности и к концу онтогенеза площадь сокращается больше, чем на половину. Площадь поверхности колосьев в конце онтогенеза снижается у низкорослых на 32%, у высокорослых на 23%.

Изменения соотношения между ассимилирующими и потребляющими органами у различных генотипов пшеницы в условиях засухи приводит к изменению интенсивности фотосинтеза. Изменение донорного потенциала с удалением листьев 7-го яруса увеличивает интенсивность листьев 8-го яруса у короткостебельных сортов при нормальном поливе и водном дефиците в среднем на 19 и 21%, у длинностебельных – на 36 и 28%. При удалении листьев 8-го яруса эти показатели составляют у короткостебельных сортов 22 и 28%, у длинностебельных – 37 и 23%. Уменьшение акцепторной силы колоса приводит к снижению интенсивсоти фотосинтеза листьев в контрольном и опытном вариантах у интенсивных в среднем на 15 и 9,5%, у экстенсивных – на 18 и 12,5%, соответственно (Ахмедова, 1996).

Около 60% белка зерна синтезируется за счет фотосинтеза колоса у толерантного к водному стрессу сорта пшеницы в посеве. Такие

преимущества интенсивных и толерантных к водному стрессу генотипов, как большая ассимилирующая способность колоса при текущем фотосинтезе и лучшая акцепторная деятельность при утилизации и реутилизации запасных продуктов фотосинтеза, являются решающими в создании как высокоурожайных, так и толерантных к водному стрессу генотипов. Ибо при утрате листьями фотосинтетической функции в условиях засухи основной вклад в фотосинтез в период колошения и налива зерна вносит колос (Aliyev, 1998). В компактных посевах этих генотипов с оптимальной ассимилирующей поверхностью и достаточной донорской способностью величины интенсивности постоянно высоки. Вкупе с высокой фотосинтетической активностью и аттрагирующей силой колоса это составляет основу высокого урожая. Именно поэтому у высокопродуктивных генотипов с высокой фотосинтетической функцией колоса в экстремальных условиях водообеспечения создается значительный урожай зерна.

Интенсивность фотодыхания находится, в какой-то степени, в обратной корреляции с водообеспечением. С увеличением толерантности генотипов к водному стрессу или с усилением засухи происходит падение интенсивности фотодыхания в большей степени у элементов колоса.

Однозначные изменения карбоксилазы, оксигеназы и гликолатоксигеназы обеспечивают прямую зависимость между интенсивностями фотосинтеза и фотодыхания. Изучение газообмена растений полностью подтверждает тесную связь этих процессов и прямую зависимость между ними (Somerville and Ogren, 1980; Bidwell, 1983; Chanh et al., 1985). При высокой скорости фотосинтеза идет активное фотодыхание. Повышение температуры способствует усилению фотодыхания по отношению к фотосинтезу. Выход гликолатного метаболизма может изменяться в зависимости от условий протекания фотосинтеза. Усиливается при замедлении оттока ассимилятов из листьев и с повышением уровня нитратов в среде (Lenz, 1979).

Однозначные изменения карбоксилазы, оксигеназы и гликолатоксигеназы обеспечивают прямую зависимость между интенсивностями фотосинтеза и фотодыхания. Изучение газообмена растений полностью подтверждает тесную связь этих процессов и прямую зависимость между ними (Somerville and Ogren, 1980; Bidwell, 1983; Chanh et al., 1985). При высокой скорости фотосинтеза идет активное фотодыхание. Повышение температуры способствует усилению фотодыхания по отношению к фотосинтезу. Выход гликолатного метаболизма может изменяться в зависимости от условий протекания фотосинтеза. Усиливается при торможении оттока ассимилятов из листьев и с повышением уровня нитратов в среде (Lenz, 1979).

Снижение интенсивности фотодыхания в результате генетических нарушений его отдельных реакций сопровождалось снижением интенсивности фотосинтеза. У мутантов арабидопсиса, лишенных фермента серинглиоксилатаминотрансферазы, ответственного за замыкание гликолатного пути, находясь в обычной атмосфере (21% O_2), фотосинтез снижался на 79% за 30 мин и увеличивалось количество ^{14}C в глицине и серине в 2-2,5 раза по сравнению с диким типом. Уменьшение фотодыхания могло бы быть причиной нарушения превращений азота, связанного с ним торможения ростовых процессов и снижения общей продуктивности.

Исследования первичных процессов фотосинтеза позволили указать, что хлоропласты из высокопродуктивных генотипов характеризуются высокими скоростями электронного транспорта и фотофосфорилирования, а также утвердить наличие связи между фотосинтетическим электронным транспортом, ассимиляцией CO_2 и продуктивностью (Казибекова и др., 1985).

Высокая интенсивность фотосинтеза и фотодыхания в совокупности с благоприятными фенотипическими признаками, оптимальным индексом листа и архитектоникой определяют высокую продуктивность генотипов пшеницы и сои. Исходя из этого, в противоположность создавшемуся многолетнему представлению о расточительстве фотодыхания (Zelitch, 1966, 1971, 1973, 1975; Zelitch and Day, 1973; Chollet and Ogren, 1975; Kelly and Latzko, 1976; Ogren, 1976, 2003; Servaites and Ogren, 1977; Ogren and Chollet, 1982; Holaday and Chollet, 1984; Leegood et al., 1995; Somerville, 2001; Igarashi et al., 2006; Long et al., 2006; Kebeish et al., 2007; Khan, 2007; Mueller-Cajar and Whitney, 2008; Maurino and Peterhansel, 2010; Peterhansel et al., 2010; Peterhansel and Maurino, 2011) учет многочисленных разносторонних исследований по различным аспектам фотодыхания позволяет утверждать, что фотодыхание является одним из эволюционно-сформировавшихся жизненно-важных метаболических процессов у зеленых растений. Стремление различными способами снизить этот процесс с целью повышения продуктивности растений несостоятельно (Алиев и др., 1988, 1996 a; Алиев, 2002; Алиев и Казибекова, 2002; Aliyev, 1995, 1998, 2001 a, b, 2004, 2007, 2010 a, b; Aliev and Kazibekova, 1995; Aliev et al., 1992, 1996; Aliyev, 2010). Фосфогликолатфосфатаза (ФГФ-аза) - ключевой фермент фотодыхания у фотосинтетических организмов, впер-

вые был очищен из эукариотического организма *Chlamydomonas reinhardtii* и определены его нуклеотидные и аминокислотные последовательности (Mamedov et al., 2001; Мамедов и др., 2002; Мамедов и Сузуки, 2002) (NCBI Nucleotide 1: AB052169), а также идентифицирован ген этого фермента у *Арабидопсиса* (Schwarte and Bauwe, 2007).

N-концевая аминокислотная последовательность очищенной ФГФ-азы была определена до 21 остатка: S-A-R-P-I-A-T-N-E-Q-K-L-E-L-L-K-K-V-E-S-F, что позволило нам впервые определить полную нуклеотидную последовательность кДНК ФГФ-азы эукариотического вида. Полная нуклеотидная последовательность EST клона содержит открытую рамку считывания, кодирующую полипептид из 330 аминокислот.

Первые 28 аминокислотных остатков N-конца, которые не содержатся в очищенном ФГФ-азном белке, обладают характеристиками транзитного пептида *C.reinhardtii.* Аминокислотная последовательность богата *Arg* и *Ala* и не содержит кислых аминокислотных остатков. Четыре остатка *Arg* в средней области, между которыми расположены 2 или 3 нейтральные аминокислоты, находятся как раз внутри произвольного витка между двумя амфифильными спиральными мотивами, состоящими из 5 или 6 остатков. Аминокислотная последовательность V-A-A-Q-A левее N-конца очищенного фермента похожа на мотив V-X-A. Было также обнаружено, что аминокислотная последовательность ФГФ-азы содержит две области, подобные EF-hand мотивам Ca^{2+}-связывающих белков, таких как калмодулин из *C.reinhardtii.* Эти характеристики соответствуют типичным свойствам стромального транзитного пептида, которые указывают, что ФГФ-аза в *C.reinhardtii* является стромальным белком и локализована в хлоропластах. Фермент является гомодимером с массой приблизительно 65 кДа и значением pI=5,1, состоящий из двух субьединиц каждая массой приблизительно 32 кДа, которые не соединены S-S связями. Фермент обладает высокой специфичностью к фосфогиколату со значением K_M=140 μM при pH 8-9. Активность фермента сильно ингибируется хлоридом кальция и восстанавливается конкурентно после добавления $MgCl_2$ или EGTA. Перемещение, обнаруженное в SDS-ПААГ при добавлении $CaCl_2$, указывает на то, что фермент связывается с Ca^{2+}. Обнаружено, что Ca^{2+} сильно ингибирует ФГФ-азу из *C.reinhardtii*, а добавление $MgCl_2$ восстанавливает активность фермента. Ингибирование увеличивается с уменьшением концентрации Mg^{2+} в реакционной среде, и значение I_{50} для $CaCl_2$ равно приблизительно 50 и 175 μM с 0,5 и 1 мМ $MgCl_2$ соответственно (данные не показаны). Добавление 5 мМ EGTA также приводит к 100%-ному восстановлению ферментативной активности после ингибирования $CaCl_2$, несмотря на то, что EGTA не влияло на активность ФГФ-азы в отсутствие $CaCl_2$ даже после преинкубации с 5 мМ EGTA. Ca^{2+} не оказывает влияния на сродство фермента к фосфогликолату, что указывает на то, что он действует как неконкурентный ингибитор по отношению к его субстрату.

Поскольку метаболические процессы фотодыхания в листе на свету протекают одновременно с фотосинтезом, возможно, выделенная энергия используется для обеспечения определенных реакций фотосинтеза.

Хотя долгое время поколения ученых размышляли над неуместной природой фотодыхательного пути и ее очевидного вреда, возможно, мы только сейчас можем достаточно оценить потенциальную пользу фотодыхательного метаболизма.

Итак, в числе растений с C_3-фотосинтезом имеются генотипы и с высокой, и с низкой продуктивностью, а в числе растений с C_4-фотосинтезом также имеются как высокопродуктивные, так и низкопродуктивные генотипы. Несмотря на низкое значение фотодыхания у C_4-растений (кукуруза, сорго, амарант и др.), многие растения C_3-типа с высоким фотодыханием, включая важнейшие сельскохозяйственные культуры (в том числе, пшеница, рис, соя, горох и др.), успешно конкурируют с C_4-растениями и имеют высокую потенциальную продуктивность и биологическую массу.

Наряду с установлением основных показателей «идеальной» пшеницы необходимо изучение генетических основ ценных качеств, т.е. степени наследования этих ценных признаков. В современной селекции одним из важных этапов является идентификация генов, ответственных за необходимые морфофизиологические показатели, перенесение их в геномы создаваемого сорта и закрепление в них. Выявление генетического потенциала зерновых культур выражается физиологической реализацией в полевых условиях. Поэтому выбирая практические материалы для прямого бридинга и установления эффективной основы для расшифровки молекулярных механизмов засухоустойчивости пшеницы необходимо заставлять различные генотипы полностью использовать физиологический потенциал при ограниченных условиях воды. Толерантность к водному стрессу определяется не одним геном, т.е. является мультигенно контролируемым признаком. У многих созданных нами генотипов,

особенно у Баракатли-95 присутствует набор основных генов толерантности (Гусейнова и др., 2006, 2009, 2010; Huseynova et al., 2007, 2010).

Процесс фотодыхания, в ходе которого потребляется часть образующихся в фотосинтезе органических веществ, приобрел определенное физиологическое значение в целостной системе растительного организма. Высказано предположение (Goldsworthy, 1969), что образование гликолата зелеными растениями возникло в ходе эволюции в результате снижения концентрации углекислоты в атмосфере. Высшие растения окисляют гликолат и метаболизируют его в более пригодные для организма соединения. РБФК/О является одним из наиболее древних ферментов. Возникшая эволюционно позже ФЕП-карбоксилаза не имеет оксигеназной функции. Фотодыхание предотвращает накопление токсичных промежуточных продуктов (фосфогликолат, глиоксилат) (Peterhansel et al., 2010). С другой стороны, фотодыхание служит источником ряда важнейших метаболитов (глутамат, γ-глутаровая кислота, глицин, серин), необходимых для различных биосинтезов (для синтеза белков и фитогормонов) (Novitskaya et al., 2002). В последнее время фотодыханию придают особое значение как продуценту H_2O_2 – активной формы кислорода, играющей сигнальную роль в клетке (Queval et al., 2007). Поскольку в стрессовых условиях значительно увеличивается образование перекиси водорода в пероксисомах, связанное с активацией фотодыхания, полагают, что этот процесс защищает каскад реакций в клетке с целью обеспечения адаптации C_3-растений к неблагоприятным условиям (Noctor et al., 2002). Фотодыхание устраняет избыточную энергию, возникающую за счет фотохимических процессов и не используемую в фотосинтезе и, таким образом, предотвращает фотоингибирование фиксации CO_2, которое может вызываться фотоокислением и разрушением фотосинтетического аппарата (Heber et al., 1996; Kozaki and Takeba, 1996; Wingler et al., 2000). Кроме того, полагается, что в полевых условиях при сильной освещенности фотодыхание играет протекторную роль в предотвращении фотоингибирования (Osmond and Grace, 1995). Оно регулирует окислительно-восстановительное равновесие в клетке при снижении ассимиляции CO_2, когда мощности цикла Кальвина недостаточно, чтобы использовать все количество НАДФН и АТФ, образовавщееся в световую фазу фотосинтеза. Рассеивание энергии при фотодыхании предотвращает гипервосстановление хлоропласта, ведущее к фотоингибированию фотосинтеза, тем самым поддерживает функциональную активность фотосинтетического аппарата (Takahashi et al., 2007).

Фотодыхание способствует поддержанию постоянства CO_2 внутри листа. Как известно, в экстремальных условиях водоснабжения устьица закрываются, и резко возрастает фотодыхание. Возникающий на промежуточных стадиях фотодыхания АТФ метаболизируется в самих митохондриях, где его концентрация резко падает из-за ограничения оттока триозофосфата из хлоропластов и поступления CO_2 в ткани. Фотодыхание тесно связано с общим метаболизмом в зеленой клетке, оно часто усиливается при уменьшении потребности растений в продуктах фотосинтеза и, в принципе, направлено на поддержание активности ферментативных систем и функции хлоропластов и митохондрий. Роль фотодыхания иногда связывают с метаболизмом азотистых соединений. Превращение азота в гликолатном пути тесно связано с реакциями углерода (Husic et al., 1987; Oliver, 1994) и, таким образом, несомненно представляет существенную часть окислительного цикла фотосинтеза - фотодыхания. Исследования Ки с сотр. (Keys et al., 1978) подтвердили неразрывную связь фотодыхания с азотным обменом. Установлено, что превращение азотистых соединений при фотодыхании представляет циклический процесс, так называемый фотодыхательный азотный цикл (Keys et al., 1978; Walker et al., 1984; Schneidereit et al., 2006).

Предполагается, что органические кислоты и продукты их окисления, которые образуются в процессе фотодыхания, взаимодействуя с кислородом, могут выполнять роль антиоксидантов (Foyer and Noctor, 2005; Foyer et al., 2009), обеспечивая непрерывное функционирование нециклической цепи транспорта электронов.

Фосфорилирование у C_3-растений сбалансировано с собственным углеродным метаболизмом хлоропластов, поэтому хлоропласт не может экспортировать АТФ и обеспечить всю клетку энергией. В то же время дыхание (гликолиз - цикл Кребса) не может осуществляться одновременно с фотосинтезом. Поэтому на свету происходит смена дыхательного субстрата – окисление кислот цикла Кребса сменяется окислением глицина. Дыхательная цепь и фосфорилирование остаются активными, то есть изменения затрагивают только углеродный метаболизм. Таким образом, на свету дыхательная цепь осуществляет те же реакции, что и при темновом дыхании, только дыхательным субстратом является глицин фотодыхания (Husic et al., 1987; Gardeström and Wigge, 1988; Oliver, 1994). Более того, фотоокислительные процессы, в частности, окисление гликолата, являются энергетически полезными.

Все это свидетельствует, что фотодыхание, которое, в сущности, является составной

частью продукционного процесса, нельзя считать расточительным, бесполезным или даже вредным процессом.

В последние годы появилась новая информация об альтернативных путях в фосфогликолатном метаболизме, что говорит о метаболитической гибкости процесса фотодыхания (Maurino and Flügge, 2009; Peterhansel et al., 2010). Смысл их заключается в изменении хода фотодыхания вместо его понижения.

Однако, фотодыхание не всегда оказывается связанным с фотосинтезом. Например, бесхлорофиллоносные мутанты хлореллы способны синтезировать только каротиноиды. На сильном свету у них наблюдается фотодыхание, которое составляет 50% от уровня темнового дыхания. В зеленых клетках при отключении фотосинтеза дыхательным ядом также происходит потребление O_2 и выделения CO_2.

Подводя итог изложенному, можно прийти к заключению, что тесное взаимодействие фотосинтеза и фотодыхания, оптимальное соотношение этих двух основных жизненных процессов является одним из важнейших условий, обеспечивающих растениям наиболее высокую продуктивность. Высокая интенсивность истинного фотосинтеза и фотодыхания, высокая активность первичных фотохимических процессов в совокупности с благоприятными фенотипическими признаками, оптимальным индексом листа и архитектоникой являются определяющими в высокой продуктивности генотипов пшеницы и сои.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акперов З.И., Мирзоев Р.С. (1990) Фотосинтетические признаки различных генотипов сои, отличающиеся по урожайности. Вестник с/х-науки АзССР, Баку **2**: 6-9.

Алиев Д.А. (1974) Фотосинтетическая деятельность, минеральное питание и продуктивность растений. Элм, Баку: 335 с.

Алиев Д.А. (1983) Современное представление об идеальной пшенице. Известия АН АзССР (серия биол. науки) **3:** 3-14.

Алиев Д.А. (2002) Значение фотосинтеза различных органов в синтезе белков в зерне генотипов пшеницы при водном стрессе. Известия НАНА (серия биол. науки) **1-6:** 5-19.

Алиев Д.А. (2006) Селекция пшеницы в Азербайджане. Известия НАНА (серия биол. науки) **3-4:** 3-32.

Алиев Д.А., Акперов З.И. (1985) Динамика структуры посевов и фотосинтетические признаки генотипов сои. Известия АН Азербайджанской ССР (серия биологических наук) **3**: 3-10.

Алиев Д.А., Акперов З.И. (1986) Представление об идеальной сое. Известия АН Азербайджанской ССР (серия биологических наук) **2**: 3-11.

Алиев Д.А., Акперов З.И. (1995) Фотосинтез и урожай сои. Родник, Москва-Баку: 126 с.

Алиев Д.А., Акперов З.И., Набиев М.Г. (1981) Возделывание сои в орошаемых условиях Азербайджанской ССР (Рекомендации), Баку: 8 с.

Алиев Д.А., Акперов З.И., Набиев М.Г. (1982а) Возделывание сои в орошаемых землях Азербайджанской ССР. Азернешр, Баку: 54 с.

Алиев Д.А., Ахмедов А.А. (1992) Динамика компонентов углекислотного газообмена листьев сои в полевых условиях. Известия АН Азербайджанской ССР (серия биологических наук) **1-6**: 76-82.

Алиев Д.А., Гулиев Н.М., Керимов С.Х., Идаятов Р.Б. (1988) Ферменты первичного акцептирования CO_2 в онтогенезе флагового листа генотипов пшеницы. Известия АН АзССР (серия биол. науки) **4:** 12-20.

Алиев Д.А., Джангиров А.А., Керимов С.Х., Ахмедов А.А. (1987) О вкладе колоса в налив зерна генотипов пшеницы, отличающихся по фотосинтетическим признакам и урожайности. Известия АН АзССР (серия биол. науки) **3:** 3-7.

Алиев Д.А., Казибекова Э.Г. (1977) Об архитектонике и фотосинтетической функции высокоурожайной пшеницы. Физиол. раст. **24(5):** 662-667.

Алиев Д.А., Казибекова Э.Г. (1979) Особенности интенсивности фотосинтеза экстенсивных и интенсивных сортов пшеницы. Известия АН АзССР (серия биол. науки) **3:** 3-10.

Алиев Д.А., Казибекова Э.Г. (1988) Значение фотосинтетических признаков в урожайности и использование их в селекции идеальной пшеницы. В кн.: Фотосинтез и продукционный процесс (под ред. А.А. Ничипоровича). М., Наука: 237-243.

Алиев Д.А., Казибекова Э.Г. (2002) Особенности фотосинтеза высокопродуктивной пшеницы и использование фотосинтетических признаков в селекции. Известия НАНА (серия биол. науки) **1-6:** 20-29.

Алиев Д.А., Казибекова Э.Г., Сафаров С.А. (1982 б) Основные параметры листьев фенотипов пшеницы различной урожайности. Известия АН АзССР (серия биол. науки) **5:** 3-8.

Алиев Д.А., Керимов С.Х., Гулиев Н.М., Ах-

медов А.А. (1996 а) Особенности метаболизма углерода у генотипов пшеницы, контрастных по фотосинтетическим признакам. Физиол. раст. **43(1):** 42-48.

Алиев Д.А., Керимов С.Х., Джангиров А.А., Ахмедов А.А. (1996 б) Транспорт и распределение ^{14}C-ассимилятов у генотипов пшеницы, различных по фотосинтетическим признакам и урожайности. Физиол. раст. **43(1):** 57-61.

Ахмедов Г.А. (1986) Обмен CO_2 в онтогенезе растений пшеницы в связи с их фенотипическими особенностями, условиями выращивания и продуктивностью фотосинтеза. Дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н., Баку: 183 с.

Ахмедова Ф.А. (1996) Фотосинтетическая функция и продуктивность перспективных сортов пшеницы с различными донорно-акцепторными отношениями при адаптации к водному стрессу. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н. Баку: 28 с.

Вознесенский В.Л. (1977) Фотосинтез пустынных растений. Л., Наука: 256 с.

Вознесенский В.Л., Заленский О.В., Семихатова О.А. (1965) Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., Наука: 305 с.

Гусейнова И.М., Рустамова С.М., Маммадов А.Ч., Алиев Д.А. (2010) RAPD маркеры, ассоциированные с засухоустойчивостью в генотипах пшеницы *Triticum* L. Доклады НАНА **LXVI(1)**: 104-110.

Гусейнова И.М., Сулейманов С.Ю., Алиев Д.А. (2006) Белковый состав и нативное состояние пигментов тилакоидных мембран генотипов пшеницы различной толерантности к водному стрессу. Биохимия **71(2):** 223-228.

Гусейнова И.М., Сулейманов С.Ю., Рустамова С.М., Алиев Д.А. (2009) Индуцированные засухой изменения в фотосинтетических мембранах различных генотипов пшеницы *Triticum aestivum* L. Биохимия **74(8):** 1109-1116.

Джангиров А.А. (1987) Продукты фотосинтеза и особенности их утилизации у растений пшеницы различной урожайности. Дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н., Баку: 135 с.

Доспехов Б.А. (1985) Методика полевого опыта. М., Агропромиздат: 351с.

Казибекова Э.Г., Азизов И.В., Алиев Д.А. (1985) Фотосинтетическая активность хлоропластов у пшеницы различной урожайности. Известия АН АзССР **5:** 3-10.

Каплан Б.Г. (1970) Экспресс-расчет основных математико-статистических показателей. Маариф, Баку: 447 с.

Карпушкин Л.Т. (1971) Применение инфракрасного газоанализатора для изучения CO_2-газообмена растений. В кн.: Биофизические методы в физиологии растений (под ред. Молотковского Ю.Г.) М., Наука: 44-71.

Каталог сортов, созданных в Институте земледелия Азербайджана (2000).

Кээрберг О.Ф., Варк Э.Я., Кээрберг Х.И., Парник Т.Р. (1970) Исследование кинетики включения ^{14}C в продукты фотосинтеза у листьев фасоли. Докл. АН СССР **195(1):** 238-241.

Магеррамов М.Я. (1995) Газообмен CO_2 генотипов пшеницы различной урожайности в связи с их засухоустойчивостью. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н. Баку: 24 с.

Мамедов Т.Г., Алиев Д.А., Сузуки К. (2002) Нуклеотидная и аминокислотная последовательности фосфогликолатфосфатазы из *Chlamidomonas reinhardtii*. Известия НАНА (серия биол. науки) **1-6:** 50-56.

Мамедов Т.Г., Сузуки К. (2002) Фосфогликолатфосфатаза из *Chlamidomonas reinhardtii*. Известия НАНА (серия биол. науки) **1-6:** 91-107.

Методические указания ВИРа. (1987) Комплексная физиологическая оценка засухо- и жароустойчивости озимой пшеницы в условиях Узбекистана. Сост. Р.А. Бородина (под ред. Н.Н. Кожушко). Л.: 23 с.

Мирзоев Р.С. (1988) Сезонные изменения интенсивности фотосинтеза различных генотипов сои. Тезисы докладов IV республиканской конференции, Баку: 78.

Мирзоев Р.С. (1988) Углекислотный газообмен и фотосинтетические признаки различных генотипов сои. Тезисы докладов республиканской конференции аспирантов и молодых научных работников, Тбилиси: 38.

Мирзоев Р.С. (1990) Обмен CO_2 генотипов сои, отличающихся по фотосинтетическим признакам и продуктивности. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук, Баку: 22 с.

Романова А.К. (1980) Биохимические методы изучения автотрофии у микроорганизмов. М., Наука: 160 с.

Северин Е.С. (2006) Биохимия (под. ред. Е.С. Северина), 4-е издание. М., ГЭОТАР-Медиа: 784 с.

Северин Е.С. (2009) Биохимия (под. ред. чл-корр. РАН, проф. Е.С. Северина), 5-е издание. М., ГЭОТАР-Медиа: 768 с.

Худиев А.В. (1998) Особенности метаболизма и утилизации основных продуктов фотосинтеза при различных донорно-акцепторных отношениях у генотипов пшеницы с различной фотосинтетической функцией и урожайностью. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н. Баку: 30 с.

Aliev J.A., Guliev N.M., Kerimov S.Kh., Hidayatov R.B. (1996) Photosynthetic enzymes of wheat genotypes differing in productivity. Photosynthetica **32(1):** 77-85.

Aliev J.A., Kazibekova E.G. (1995) Peculiarities of highly productive wheat photosynthesis and usage of photosynthetic signs in selection. Proceedings of the Xth International Congress on Photosynthesis, Montpellier, France, 1995. In: Photosynthesis: from light to Biosphere (Mathis P., ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London **54:** 659-662.

Aliyev J.A. (1995) Physiological bases of donor genotypes choosing and drought-resistant wheat varieties selection. Abstracts of International Congress of Integrated Studies on Drought Tolerance of Higher Plants "Inter Grought-95", Montpellier (France) **VIII:** 24.

Aliyev J.A. (1998) Importance of photosynthesis of various organs in protein synthesis in grain of wheat genotypes under water stress. Proceedings of the XIth International Congress on Photosynthesis, Budapest, Hungary, 1998. In: Photosynthesis: Mechanisms and Effects (Garab G., ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London **4:** 3171-3174.

Aliyev J.A. (2001 a) Diversity of photosynthetic activity of organs of wheat genotypes and breeding of high-yielding varieties tolerant to water stress. Proceedings of the 12th International Congress on Photosynthesis, Brisbane, Australia, 2001. www.publish.csiro.au/ps2001, S28-006.

Aliyev J.A. (2001 b) Physiological bases of wheat breeding tolerant to water stress. Proceedings of the 6th International Wheat Conference, Budapest, Hungary, 2000. In: Wheat in a Global Environment (Bedo Z., Lang L., eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London **9:** 693-698.

Aliyev J.A. (2004) CO_2 assimilation, architectonics and productivity of wheat genotypes in sowing. Proceedings of the 13th International Congress of Photosynthesis, Montreal, Canada, 2004. In: Photosynthesis: Fundamental Aspects to Global Perspectives (van der Est A., Bruce D., eds.), Alliance Communications Group, Kansas **2:** 1047-1048.

Aliyev J.A. (2007) The intensity of CO_2 assimilation, photorespiration and productivity of wheat genotypes *Triticum* L. Abstracts of the 14th International Congress on Photosynthesis, Glasgow, Scotland, 2007. In: Photosynthesis Research **91(2-3):** 278.

Aliyev J.A. (2010 a) Photosynthesis, photorespiration and productivity of wheat genotypes (*Triticum* L.). Abstracts of the 15th International Congress of Photosynthesis, Beijing, China, 2010. In: Photosynthesis Research for Food, Fuel and the Future: 305.

Aliyev J.A. (2010 b) Photosynthesis, photorespiration and productivity of wheat and soybean genotypes. Proceedings of Azerbaijan National Academy of Sciences (biological sciences) **65(5-6)**: 7-48.

Aliyev J.A., Akperov Z.I. (1998) Fotosinteza şi recolta de soia. Chişina, Ştininta: 127 p.

Anderson L.E. (1971) Chloroplast and cytoplasmic enzymes. II. Pea leaf triose phosphate isomerases. Biochem. Biophys. Acta **235:** 237-244.

Andersson I. (2008) Catalysis and regulation in Rubisco. J. Exp. Bot. **59:** 1555-1568.

Barber J. (1998) What limits the efficiency of photosynthesis and can there be beneficial improvements? In: Feeding a World Population of More Than Eight Billion People – a Challenge to Science (Waterlow J.C., Armstrong D.G., Fowdenand L., Riley R., eds.). Oxford University Press, Cary, NC, USA: 112-123.

Bauwe H., Kolukisaoglu U. (2003) Genetic manipulation of glycine decarboxylation. J. Exp. Bot. **54:** 1523-1535.

Beevers H. (1969) Glyoxysomes of castor bean endosperm and their relation to gluconeogenesis. Ann. N.Y. Acad. Sci. **168:** 313-324.

Beevers H. (1979) Microbodies in higher plants. Annu. Rev. Plant Physiol. **30:** 159-193.

Bidwell R.G.S. (1983) Carbon nutrition of plants: photosynthesis and respiration. In: Plants Physiology: A treatise (Steward E.C., Bidwell R.G.S., eds.) Academic Press, New York **VIII:** 287-457.

Boldt R., Edner C., Kolukisaoglu U., Hagemann M., Weckwerth W., Wienkoop S., Morgenthal K., Bauwe H. (2005) D-glycerate 3-kinase, the last unknown enzyme in the photorespiratory cycle in *Arabidopsis*, belongs to a novel kinase family. Plant Cell **17:** 2413-2420.

Booker F.L., Reid Ch.D., Brunschön-Harti S., Fiscus E.L., Miller J.E. (1997) Photosynthesis and photorespiration in soybean [Glycine max (L.) Merr.] chronically exposed to elevated carbon dioxide and ozone. J. Exp. Bot. **48:** 1843-1852.

Boyer J.S. (1995) Measuring the water status of plants and soils. Academic Press, San Diego.

Bresinsky A., Körner Ch., Kadereit J.W., Neuhaus G., Sonnewald U. (2008) Strasburger – Lehrbuch der Botanik. 36. Aufl. Spektrum Akademischer Verlag: 1176 p.

Chanh T.A., Joy K.W., Ireland R.J. (1985) Role of asparagines in the photorespiratory nitrogen metabolism of pea leaves. Plant Physiol. **78(2):** 334-337.

Chollet R., Ogren W.L. (1975) Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. Bot. Rev.

41(2): 137-179.

Decker J.P. (1955) A rapid, postillumination deceleration of respiration in green leaves. Plant Physiol. **30:** 82-84.

Dever L.V., Blackwell R.D., Fullwood N.J., Lacuesta M., Leegood R.C. (1995) The isolation and characterization of mutants of the C_4 photosynthetic pathway. J. Exp. Bot. **46:** 1363-1376.

Eckardt N.A. (2005) Photorespiration revisited. Plant Cell **17(8):** 2139-2141.

Eisenhut M., Kahlon S., Hasse D., Ewald R., Lieman-Hurwitz J., Ogawa T., Ruth W., Bauwe H., Kaplan A., Hagemann M. (2006) The plant-like C2 glycolate cycle and the bacterial-like glycerate pathway cooperate in phosphoglycolate metabolism in cyanobacteria. Plant Physiol. **142:** 333-342.

Evans L.T. (1998) Greater crop production: whence and whither? In: Feeding a World Population of More Than Eight Billion People – a Challenge to Science (Waterlow J.C., Armstrong D.G., Fowdenand L., Riley R., eds.). Oxford University Press, Cary, NC, USA: 89-97.

Foyer C.H., Bloom A.J., Queval G., Noctor G. (2009) Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetic, and redox signaling. Annu. Rev. Plant Biol. **60:** 455-484.

Foyer C.H., Noctor G. (2005) Oxidant and antioxidant signaling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. Plant, Cell and Environment **29:** 1056-1071.

Gardeström P., Wigge B. (1988) Influence of photorespiration on ATP:ADP ratios in the chloroplasts, mitochondria, and cytosol, studied by rapid fractionation of barley (*Hordeum vulgare*) protoplasts. Plant Physiol. **88:** 69-76.

Goldsworthy A. (1969) Riddle of photorespiration. Nature **224(5218):** 501-502.

Grodzinski B. (1978) Glyoxylate decarboxylation during photorespiration. Planta **144:** 31-37.

Hall N.P., Kendall A.C., Lea P.J., Turner J.C, Wallsgrove R.M. (1987) Characteristics of a photorespiration mutant of barley (*Hordeum vulgare* L.) deficient in phosphoglycolate phosphatase. Photosynth. Res. **11:** 89-96.

Heber U., Miyake C., Mano J., Ohno C., Asada K. (1996) Monodehydroascorbate radical detected by electron paramagnetic resonance spectrometry is a sensitive probe of oxidative stress in intact leaves. Plant Cell Physiol. **37:** 1066–1072.

Holaday A.S., Chollet R. (1984) Photosynthetic/photorespiratory characteristics of C_3-C_4 intermediate species. Photosynth. Res. **5:** 307-323.

Hough R.A. (1974) Photorespiration and productivity in submersed aquatic vascular plants. Limnol. Oceanogr. **19:** 912-927.

Huseynova I.M., Rustamova S.M., Mammadov A.Ch., Aliyev J.A. (2010) Dreb 1 genes that positively regulate drought-resistance in wheat genotypes. Reports of Azerbaijan National Academy of Sciences **LXVI(2):** 92-100.

Huseynova I.M., Suleymanov S.Y., Aliyev J.A. (2007) Structural-functional state of thylakoid membranes of wheat genotypes under water stress. Biochim. Biophys. Acta **1767(6):** 869-875.

Husic D.W., Husic H.D., Tolbert N.E. (1987) The oxidative photosynthetic carbon cycle or C_2 cycle. CRC critical reviews. Plant Sci. **5:** 45-100.

Husic H.D., Tolbert N.E. (1984) Anion and divalent cation activation of phosphoglycolate phosphatase from leaves. Arch. Biochem. Biophys. **229:** 64-72.

Igarashi D., Tsuchida H., Miyao M., Ohsumi Ch. (2006) Glutamate: Glyoxilate aminotransferase modulates amino acid content during photorespiration. Plant Physiol. **142:** 901-910.

Karpushkin L.T. (1971) The use of infrared gas analyser to study CO_2 gas exchange in plants. In: Biophysical methods in plant physiology (Molotkovskiy Yu.G., ed.). Nauka, Moscow: 44-71 (in Russian).

Kaur N., Reumann S., Hu J. (2009) Pero-xisome biogenesis and function. In: The Arabidopsis Book (Somerville C.R., Meyerowitz E.M., eds.), The American Society of Plant Biologists, Rockville, MD: 1-41.

Kebeish R., Niessen M., Thiruveedhi K., Bari R., Hirsch H.-J., Rosenkranz R., Stäbler N., Schönfeld B., Kreuzaler F., Peterhänsel C. (2007) Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana*. Nature Biotech. **25:** 593–599.

Kelly G.J., Latzko E. (1976) Inhibition of spinach-leaf phosphofructokinase by 2-phosphoglycollate. FEBS Lett. **68:** 55-58.

Keys A.J., Bird I.F., Cornelius M.J., Lea P.J., Wallsgrove R.M., Miflin B.J. (1978) Photorespiratory nitrogen cycle. Nature **275:** 741-743.

Khan M.S. (2007) Engineering photorespiration in chloroplasts: a novel strategy for increasing biomass production. Trends in Biotech. **25(10):** 437-440.

Kozaki A., Takeba G. (1996) Photorespiration protects C_3 plants from photooxidation. Nature **384:** 557-560.

Leegood R.C., Lea P.J., Adcock M.D., Hausler R.E. (1995) The regulation and control of photorespiration. J. Exp. Bot. **46:** 1397-1414.

Lenz F. (1979) Fruit effects on photosynthesis, light and dark respiration. In: Photosynthesis and Plant Development (Marcelle R., Clijsters C., van Poucke M., W. Junke, eds.), The Hague: 271-81.

Long S.P., Zhu X.-G., Naidu S.L., Ort D.R. (2006) Can improvement in photosynthesis increase crop yields? Plant, Cell and Environ. **29:** 315-330.

Lorimer G.H., Andrews T.J. (1973) Plant photorespiration: An inevitable consequence of the existence of atmospheric oxygen. Nature **248:** 359-360.

Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. (1951) Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem. **193:** 265-275.

Majeran W., Cai Y., Sun Q., van Wijk K.J. (2005) Functional differentiation of bundle sheath and mesophyll maize chloroplasts determined by comparative proteomics. Plant Cell **17:** 3111-3140.

Mamedov T.G., Suzuki K., Miura K., Kucho K.K., Fukuzawa H. (2001) Characteristics and sequence of phosphoglycolate phosphatase from an eukaryotic green alga *Chlamydomonas reinhardtii.* J. Biol. Chem. **276:** 45573–45579.

Maurino V.G., Flügge U.-I. (2009) Means for improving agrobiological traits in a plant by providing a plant cell comprising in its chloroplasts enzymatic activities for converting glycolate into malate. Patent application, EP08151759.1-1212.

Maurino V.G., Peterhansel C. (2010) Photorespiration: current status and approaches for metabolic engineering. Curr. Opin. Plant Biol. **13:** 249-256.

Mueller-Cajar O., Whitney S. (2008) Directing the evolution of Rubisco and Rubisco activase: first impressions of a new tool for photosynthesis research. Photosynth. Res. **98:** 667-675.

Noctor G., Novitskaya L., Lea P., Foyer C. (2002) Co-ordination of leaf minor amino acid contents in crop species: significance and interpretation. J. Exp. Bot. **53:** 939–945.

Norman E.G., Colman B. (1991) Purification and characterization of phosphoglycolate phosphatase from the cyanobacterium *Coccochloris peniocystis*. Plant Physiol. **95:** 693-698.

Novitskaya L., Trevanion S.J., Driscoll S., Foyer C.H., Noctor G. (2002) How does photorespiration modulate leaf amino acid contents? A dual approach through modelling and metabolite analysis. Plant Cell Environ. **25:** 821-835.

Ogren W.L. (1976) Search for higher plants with modifications of the reductive pentose phosphate pathway of CO_2 assimilation. In: CO_2 Metabolism and Plant Productivity (Burris R.H., Black C.C., eds.), University Park Press, Baltimore: 19-29.

Ogren W.L. (2003) Affixing the O to Rubisco: discovering the source of photorespiratory glycolate and its regulation. Photosynth. Res. **76:** 53-63.

Ogren W.L., Bowes G. (1971) Ribulose diphosphate carboxylase regulates soybean photorespiration. Nature New Biol. **230:** 159-160.

Ogren W.L., Chollet R. (1982) Photorespiration. In: Photosynthesis: Development, Carbon Metabolism, and Plant Productivity **II:** 191-230.

Oliver D. J. (1994) The glycine decarboxylase complex from plant mitochondria. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. **45:** 323-337.

Olsen L.J., Harada J. (1995) Peroxisomes and their assembly in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. **46:** 123-146.

Osmond C.B., Grace S.C. (1995) Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? J. Exp. Bot. **46:** 1351-1362.

Peterhancel C., Maurino V.G. (2011) Photorespiration redesigned. Plant Physiol. **155:** 49-55.

Peterhansel C., Horst I., Niessen M., Blume Ch., Kebeish R., Kürkcüoglu S., Kreuzaler F. (2010) Photorespiration. The Arabidopsis Book. American Society of Plant Biologists, 10.1199/tab.0130, p. 1-24.

Popov V.N., Dmitrieva E.A., Eprintsev A.T., Igamberdiev A.U. (2003) Glycolate oxidase isoforms are distributed between the bundle sheath and mesophyll tissues of maize leaves. J. Plant Physiol. **160:** 851-857.

Povey S., Jeremiah S.J., Barker R.F., Hopkinson D.A., Robson E.B., Cook P.J.L., Solomon E., Bobrow M., Carrit B., Buckton K.E. (1980) Assignment of the human locus determining phosphoglycolate phosphotase (PGP) to chromosome 16. Ann. Hum. Genet. **43:** 241-248.

Queval G., Issakidis-Bourguet E., Hoeberichts F.A., Vandorpe M., Gakiere B., Vanacker H. et al. (2007) Conditional oxidative stress responses in the *Arabidopsis* photorespiratory mutant *cat2* demonstrate that redox state is a key modulator of daylength-dependent gene expression, and define photoperiod as a crucial factor in the regulation of H_2O_2-induced cell death. Plant J. **52:** 640-657.

Randall D.D. (1976) Phosphoglycolate phosphatase in marine algae. Isolation and characterization from *Hallimeda cylindracea*. Aust. J. Plant. Physiol. **3:** 105-111.

Randall D.D., Tolbert N.E. (1971) The phosphatases associated with photosynthesis and the glycolate pathway. In: Photosynthesis and Photorespiration (Hatch M.D., Osmond C.B., Slayter R.O., eds). John Wiley & Sons, New York: 259-266.

Randall D.D., Tolbert N.E., Gremel D. (1971) 3-phosphoglycerate phosphatase in leaves. II. Distribution, physiological considerations, and comparison with p-glycolate phosphatase. Plant

Physiol. **48:** 480-487.

Reumann S., Quan S., Aung K., Yang P., Manandhar-Shrestha K., Holbrook D., Linka N., Switzenberg R., Wilkerson C.Y., Weber A.P.M., Olsen L.J., Hu J. (2009) In-depth proteome analysis of *Arabidopsis* leaf peroxisomes combined with *in vivo* subcellular targeting verification indicates novel metabolic and regulatory functions of peroxisomes. Plant Physiol. **150:** 125-143.

Reumann S., Weber A.P. (2006) Plant peroxisomes respire in the light: some gaps of the photorespiratory C_2 cycle have become filled – other remain. Biochem. Biophys. Acta **1763:** 1496-1510.

Richardson K.E., Tolbert N.E. (1961) Phosphoglycolic acid phosphatase. J. Biol. Chem. **236:** 1285-1290.

Rose Z.B. (1976) A procedure for decreasing the level of 2,3-bisphosphoglycerate in red cells *in vitro*. Biochem. Biophys. Res. Commun. **73:** 1011-1017.

Rose Z.B., Grove D.S., Seal S.N. (1986) Mechanism of activation by anions of phosphoglycolate phosphatases from spinach and human red blood cells. J. Biol. Chem. **261(24):** 10996-11002.

Rose Z.B., Liebowitz J. (1970) Direct determination of 2,3-diphosphoglycerate. Anal. Biochem. **35(1):** 177-180.

Rose Z.B., Salon J. (1979) The identification of glycolate-2-P as a constituent of normal red blood cells. Biochem. Biophys. Res. Commun. **87:** 869-875.

Schneidereit J., Hausler R., Fiene G., Kaiser W.M., Weber A.P.M. (2006) Antisense repression reveals a crucial role for the plastidic 2-oxoglutarate/malate translocator DiT1 at the interface between carbon and nitrogen metabolism. Plant J. **45:** 206-224.

Schwarte S., Bauwe H. (2007) Identification of the photorespiratory 2-phosphoglycolate phosphatase, PGLP1, in *Arabidopsis*. Plant Physiol. **144:** 1580-1586.

Seal S.N., Rose Z.B. (1987) Characterization of a phosphoenzyme intermediate in the reaction of phosphoglycolate phosphatase. J. Biol. Chem. **262(28):** 13496-13500.

Servaites J.C., Ogren W.L. (1977) Chemical inhibition of the glycolate pathway in soybean leaf cells. Plant Physiol. **60:** 461-466.

Šesták Z., Jarvis P.G., Catsky J. (1971) Criteria for the selection of suitable methods. In: Plant photosynthetic production. Manual of methods (Šesták Z., Jarvis P.G., Catsky J., eds.). W. Junk Publishing Co., Hague: 1-48.

Somerville C.R. (2001) An early *Arabidopsis* demonstration. Resolving a few issues concerning photorespiration. Plant Physiol. **125(1):** 20-4.

Somerville C.R., Ogren W.L. (1979) A phosphoglycolate phosphatase-deficient mutant of *Arabidopsis*. Nature **280:** 833-836.

Somerville C.R., Ogren W.L. (1980) Inhibition of photosynthesis in *Arabidopis* mutants lacking leaf glutamate synthase activity. Nature **286:** 257-259.

Spear D., Vora S. (1986) Demonstration and quantification of phosphoglycolate in human red cells: a potential regulator of 2,3-DPG metabolism. Fed. Proc. **45:** 1840.

Suzuki K., Mamedov T.G., Ikawa T. (1999) A mutant of *Chlamydomonas reinhardtii* with reduced rate of photorespiration. Plant Cell Physiol. **40:** 792-799.

Suzuki K., Marek L.F., Spalding M.H. (1990) A photorespiratory mutant of *Chlamydomonas reinhardtii*. Plant Physiol. **93:** 231-237.

Takahashi S., Bauwe H., Badger M. (2007) Impairment of the photorespiratory pathway accelerates photoinhibition of photosystem II by suppression of repair but not acceleration of damage processes in *Arabidopsis*. Plant Physiol. **144:** 487-494.

Tolbert N.E. (1973) Activation of polyphenol oxidase of chloroplasts. Plant Physiol. **51:** 234-244.

Tolbert N.E. (1981) Metabolic pathways in peroxisomes and glyoxysomes. Annu. Rev. Biochem. **50:** 133-157.

Tolbert N.E. (1997) The C2 oxidative photosynthetic carbon cycle. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. **48:** 1-15.

Turner V.S., Hopkinson D.A. (1981) Biochemical characterization of the genetic variants of human phosphoglycolate phosphatase (PGP). Ann. Hum. Genet. **45(2):** 121–127.

Van den Bosch H., Schutgens R.B., Wanders R.J., Tager J.M. (1992) Biochemistry of peroxisomes. Annu. Rev. Biochem. **61:** 157-197.

Voll L.M., Jamai A., Renne P., Voll H., McClung C.R., Weber A.P.M. (2006) The photorespiratory *Arabidopsis* shm1 mutant is deficient in SHM1. Plant Physiol. **140:** 59-66.

Walker J.L., Oliver D.J. (1986) Glycine decarboxylase multienzyme complex. Purification and partial characterization from pea leaf mitochondria. J. Biol. Chem. **261:** 2214-2221.

Walker K., Givan C., Keys A.G. (1984) Glutamic acid metabolism and the photorespiratory nitrogen cycle in wheat leaves. Plant Physiol. **75(1):** 60-66.

Walton N.J., Butt V.S. (1981) Metabolism and decarboxylation of glycollate and serine in leaf peroxisomes. Planta **155:** 218-224.

Weber A., Flügge U.-I. (2002) Interaction of cytosolic and plastidic nitrogen metabolism in plants. J. Exp. Bot. **53:** 865-874.

Wingler A., Lea P.J., Quick W.P., Leegood R.C.

(2000) Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. Philos. Trans R. Soc. Lond. B. Bio. Sci. **355:** 1517-1529.

Wingler A., Quick W.P., Bungard R.A., Bailey K.J., Lea P.J., Leegood R.C. (1999) The role of photorespiration during drought stress: an analysis utilizing barley mutants with reduced activities of photorespiratory enzymes. Plant Cell Environ. **22:** 361-373.

Wolfendon R. (1970) Binding of substrate and transition state analogs to triosephosphate isomerase. Biochem. **9:** 3404-3407.

Yu C., Claybrook D.L., Huang A.H.C. (1983) Transport of glycine, serine, and proline into spinach leaf mitochondria. Arch. Biochem. Biophys. **227:** 180-187.

Zelitch I. (1966) Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidase. Plant Physiol. **41:** 1623-1631.

Zelitch I. (1971) Photosynthesis, photorespiration, and plant productivity. Acad. Press, New York/London: 247 p.

Zelitch I. (1972) The photooxidation of glyoxylate by envelope-free spinach chloroplasts and its relation to photorespiration. Arch. Biochem. Biophys. **150:** 698-707.

Zelitch I. (1973) Plant productivity and the control of photorespiration. Proc. Nat. Acad. Sci. USA **70(2):** 579-584.

Zelitch I. (1975) Improving the efficiency of photosynthesis. Science **188:** 626-633.

Zelitch I., Day P.R. (1973) The effect on net photosynthesis of pedigree selection for low and high rates of photorespiration in tobacco. Plant Physiol. **52:** 33-37.

Zelitch I., Schultes N.P., Peterson R.B., Brown P., Brutnell T.P. (2008) High glycolate oxidase activity is required for survival of maize in normal air. Plant Physiol. **149:** 195-204.

C.Ə. Əliyev

Buğda və Soya Genotiplərinin (*Triticum* L.) Fotosintezi, Fototənəffüsü və Məhsuldarlığı

Tarlada böyük sahədə yetişdirilən, fotosintez göstəricilərinə, məhsuldarlığına və su qıtlığına tolerantlığına görə kontrast müxtəlif buğda və soya genotiplərində infraqırmızı qaz analizator (URAS-2T, Almaniya) vasitəsilə karbon qazı mübadiləsinin intensivliyinin, $^{14}CO_2$ tətbiq etməklə fotosintetik karbon metobalizminin və CO_2-nin ilkin fiksasiyasında iştirak edən RBFK/O fermentinin fəallığının tədqiqi üzrə 40 il müddətində toplanmış çoxsaylı ölçmələrin nəticələri təqdim olunmuşdur. Müəyyən olunmuşdur ki, optimal arxitektonikaya malik yüksək məhsuldar (7-9 t/ha) buğda genotipləri yarpağın ontogenezi zamanı CO_2-nin daha yüksək assimilyasiya intensivliyinə malikdirlər. Yüksək məhsuldar genotiplər üçün potensial və xalis fotosintezin yüksək intensivliyi ilə yanaşı, fototənəfüsün yüksək kəmiyyəti də səciyyəvidir. Ontogenez zamanı xalis fotosintezin və fototənəffüsün intensivliyinin paralel artımı müşahidə olunur. Orta (4-5 t/ha) və aşağı (3 t/ha) məhsuldarlığa malik genotiplər həm CO_2- nin assimilyasiyasının, həm də fototənəffüsün aşağı intensivliyi ilə səciyyələnirlər. Müxtəlif məhsuldarlığa malik genotiplərdə xalis fotosintezin fototənəffüsə nisbəti orta hesabla 3:1-ə bərabərdir. Kontrast genotiplərdə fototənəffüsün intensivliyi fotosintezin intensivliyinin təxminən 28-35%-ni təşkil edir. Flaq yarpaqların inkişafı zamanı və sünbül elementlərində RBFO fermentinin fəallığının dəyişməsi RBFK-nın fəallığının dəyişməsi ilə eynidir. Yüksək məhsuldar genotiplərdə RBF-ın oksigenaza fəallığı aşağı məhsuldar genoiplərə nisbətən yüksəkdir. Karbonun əsas nəql olunma forması olan saxarozanın və qlikalat metobalizmi məhsullarının biosintez sürəti, CO_2-nin assimilyasiya sürəti və RBF/O fəallığı ilə də korrelyasiya edir. Yüksək məhsuldar genotiplər qlisin+serin fondunun yüksək biosintez sürəti ilə səciyyələnirlər, həmçinin fototənəffüsün daha yüksək intensivliyinə malikdirlər. Qlisin+serin fondunun biosintez sürətinin dəyişmə xarakteri, RBF-ın karboksilaza və oksigenaza fəallıqlarının nisbəti və CO_2-nin assimilyasiya intensivliyi yarpağın ontogenezi zamanı fotosintezin və fototənəffüsün intensivliyinin paralel dəyişməsini göstərir. Fotosintez və fototənəffüsün yüksək intensivliyi əlverişli fenotipik əlamətlər, optimal yarpaq indeksi və arxitektonika ilə birgə buğda və soya genotiplərinin yüksək məhsuldarlığını müəyyən edir. Beləliklə, uzun illər fototənəffüsün israfçılıq olması haqda yaranan fikirlərin əksinə olaraq, fototənəffüsün müxtəlif aspektlərinin çoxsaylı tədqiqi sübut etməyə imkan verir ki, fototənəffüs yaşıl bitkilərdə təkamül prosesində formalaşmış həyati əhəmiyyətli metobalik proseslərdən biridir. Bitkilərin məhsuldarlığını artırmaq məqsədilə müxtəlif yollarla bu prosesin qapanması cəhdləri əsassızdır. İlk dəfə olaraq eukariot orqanizm *Chlamydomonas reinhardtii* yaşıl yosunundan fototənəffüsün əsas fermenti olan fosfoqlikatfosfataza homogen halda alınmış və onun nukleotid və aminturşu ardıcıllığı təyin olunmuşdur (NCBl Nucleotide 1:AB052169). Fototənəfüsün metobalik prosesləri yarpaqda fotosintezlə eyni bir vaxtda işıqda baş verdiyindən, ehtimal ki, ayrılan enerji fotosintezin müəyyən reaksiyalarının təmin olunması üçün istifadə olunur.

J.A. Aliyev

Photosynthesis, Photorespiration and Productivity of Wheat and Soybean Genotypes

The results of the numerous measurements obtained during the last 40 years on gas exchange rate using an infrared gas analyzer URAS-2T (Germany), photosynthetic carbon metabolism by exposition in $^{14}CO_2$ and activities of enzyme of primary carbon fixation, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBPC/O), in various wheat and soybean genotypes grown over a wide area in the field and contrasting in photosynthetic traits and productivity are presented in this paper. It was established that high productive (7-9 t ha^{-1}) wheat genotypes with the optimal architectonics possess higher rate of CO_2 assimilation during leaf ontogenesis. Along with the high rate of photosynthesis, high values of photorespiration are characteristic for high productive genotypes. There is a parallel increase in the rates of true photosynthesis and photorespiration in ontogenesis. Genotypes with moderate (4-5 t ha^{-1}) and low (3 t ha^{-1}) grain yield are characterized by relatively low rates of both CO_2 assimilation and photorespiration. The ratio of true photosynthesis to photorespiration in genotypes with different productivity is equal on average to 3:1. A value of photorespiration constitutes 28-35% of photosynthetic rate in contrasting wheat genotypes. The activities of RuBP carboxylase and RuBP oxygenase were changing in a similar way in the course of the flag leaf and ear elements development. RuBP oxygenase activity was higher in high productive wheat genotypes than in low productive ones. The rates of sucrose (the main transport metabolite in plants) biosynthesis and products of glycolate metabolism also correlate with the CO_2 assimilation rate and the activity of RuBP oxygenase. High productive genotypes are also characterized by a higher rate of biosynthesis and total value of glycine-serine and a higher photosynthetic rate. Pattern of changes in biosynthesis rate and total value of glycine-serine as well as ratio of RuBP carboxylase to oxygenase activities and CO_2 assimilation rate predisposes to parallel change in the rates of photosynthesis and photorespiration during leaf ontogenesis. High rates of photosynthesis and photorespiration in conjunction with favourable photosynthetic traits, an optimum leaf area index and the best architectonics define high productivity of wheat genotypes. Therefore, contrary to conception arisen during many years on wastefulness of photorespiration, taking into account the versatile investigations on different aspects of photorespiration it was proved that photorespiration is one of the evolutionary developed vital metabolic processes in plants and the attempts to reduce this process with the purpose of increasing the crop productivity are inconsistent. Phosphoglycolate phosphatase, a key enzyme of photorespiration was first homogeneously purified from eukaryotic green algae *Chlamydomonas reinhardtii* with subsequent determination of complete nucleotide and deduced amino acid sequences (NCBI Nucleotide 1:AB052169). Since metabolic processes of photorespiration in the leaf occur in the light simultaneously with photosynthesis, it is evident that released energy is used in certain reactions of photosynthesis.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 53-62 (2011)

Использование Молекулярных Маркеров для Оценки Засухоустойчивости Генотипов Пшеницы (*Triticum* L.)

И.М. Гусейнова
Институт ботаники НАН Азербайджана, Бадамдарское шоссе, 40, Баку AZ1073, Азербайджан,
E-mail: huseynova-i@botany-az.org

Засухоустойчивость 12 генотипов пшеницы (*Triticum* L.) была проверена с помощью молекулярных маркеров. В результате ПЦР, проведенного с применением RAPD маркера P6, выявлено, что в отличие от чувствительных генотипов (Гарагылчыг-2, Гийматли-2/17 и среднеустойчивого Гырмызы гюль), у устойчивых генотипов выявляется локус, связанный с этим маркером, в области 920 bp. Показано, что RAPD маркер P7, продуцирующий 750 bp фрагменты, не является абсолютно универсальным для исследованных генотипов пшеницы. С применением функциональных маркеров, специально синтезированных для генов транскрипционного фактора *Dreb 1*, cis-регулирующего устойчивость к засухе, был проведен более глубокий скрининг засухоустойчивости у генотипов пшеницы. При применении маркера P21F/P21R, у всех генотипов пшеницы, за исключением Тале-38 были амплифицированы фрагменты в области 1113 bp, указывая, что на третьей хромосоме генома A у этих генотипов находится ген *Dreb A1*. В отличие от других генотипов, 717 bp ПЦР продукт *Dreb B1* гена, локализованного в геноме B, выявляется только у устойчивого генотипа Баракатли-95. Праймеры P22F/PR и P20/F/P20R, амплифицирующие, соответственно, 596 и 1193 bp фрагменты из генома D, характерного для генотипов *Triticum aestivum* L., не дали положительный результат.

Ключевые слова: *генотипы пшеницы, RAPD праймеры, функциональные маркеры, Dreb гены, ПЦР анализ*

ВВЕДЕНИЕ

Засуха – как проблема, распространенная по всему миру, серьезно влияет на качество и производительность урожая. С увеличением глобального изменения климата, эта ситуация становится все более серьезной (Harb, 2010). На сегодняшний день продолжительное развитие сельского хозяйства и производство продуктов питания требуют устойчивых к стрессу растений, которые способны преодолевать условия водного дефицита и расти в них. Ключевым моментом, приводящим к созданию таких культур, является молекулярное понимание отдельных процессов стресса, которые переплетаются на нескольких уровнях. Физиологические и биохимические изменения в растениях в стрессовых условиях связаны с изменением экспрессии генов (Saibo, 2009). С помощью различных генетических и биохимических подходов были сделаны попытки изучить ключевые гены, ответственные за засухоустойчивость (Wei, 2009; Wang, 2011; Zheng, 2010). Такие исследования, дополняемые новой сравнительной и функциональной геномикой, представляют собой детальные данные об экспрессии засухоиндуцируемых генов, приводящей к накоплению специфических белков, обеспечивающих засухоустойчивость.

В настоящее время RAPD технология широко используется в изучении растительных геномов, в конструировании генетических карт, анализе генетической структуры популяций, генотипировании, в маркировании признаков, а также в реализации целого ряда селекционных программ. RAPD технология является важным инструментом для быстрой идентификации маркеров, связанных с засухоустойчивостью, и весьма эффективна при определении генетического изменения среди генотипов пшеницы (Iqbal, 2007).

Однако, традиционные маркеры, такие как RFLPs (restriction fragment length polymorphisms) - маркеры полиморфизма длины рестрикционных фрагментов, AFLPs (amplified fragment length polymorphisms) - маркеры полиморфизма длины амплифицированных фрагментов и SSRs (simple sequence repeats) - простые повторы последовательности, а также RAPD, используемые для пшеницы, обычно разработаны не из самих генов, так как клонирование генов у пшеницы затруднено благодаря их аллогексаплоидной природе (2n = 6x = 42) и большому размеру генома (Wei, 2009). Наоборот, функциональные маркеры (FMs) обычно разрабатываются по полиморфизму в пределах транскрибированных областей функциональных генов. Такие маркеры полностью соответствуют функции гена (Andersen and Lübberstedt, 2003), независимо от сложной хромосомной структуры.

Воздействие стресса запускает некоторые начальные сенсоры, которые затем активируют сигнальные пути, приводящие к стресс-респонсивной генной экспрессии и физиологическим изменениям (Xiong et al., 2002). Именно регуляция экспрессии генов, вовлеченных в стрессотолерантность, является необходимой для усовершенствования этого признака у растений. В настоящее время серьезные усилия направлены на обнаружение и описание транскрипционных факторов (регуляторных белков), вовлеченных в стрессоспецифическую регуляцию генов (Amir-Hossain, 2010). Транскрипционные факторы являются мощными средствами для генной инженерии, так как их сверхэкспрессия может привести к апрегуляции всего ряда генов под их контролем. Факторы транскрипции – это белки с ДНК доменом, связывающим цис-действующие элементы, присутствующие в промоторе целевого гена. Факторы транскрипции можно сгруппировать в семейства, учитывая их ДНК-связывающий домен (Riechmann et al., 2000). Группа генов, контролируемая определенным типом факторов транскрипции, известна как регулон. У растений в ответ на абиотический стресс можно выявить, по крайней мере, четыре различных регулона: (1) регулон CBF/DREB; (2) регулон NAC (NAM, ATAF и CUC) и ZF-HD (гомеодомен - цинковый палец); (3) регулон AREB/ABF (белок, связывающий элемент ответа на АБК/АБК-связывающий фактор); и (4) регулон MYC (онкоген миелоцитоматоза)/MYB (онкоген миелобластоза).

Среди всех транскрипционных факторов (Gosal et al., 2009), внимание многих ученых привлекают факторы, связывающие элемент ответа на дегидратацию (DREB). DREB-белки являются представителями семейства ERF (факторы, связывающие элемент ответа на этилен) транскрипционных факторов. Особенностью всех DREB генов являются 3 консервативных области - EREBP/AP2 ДНК-связывающий домен, N-концевой сигнал ядерной локализации, и консервативная область богатая Ser/Thr, примыкающая к EREBP/AP2 домену (Agarwal, 2006). Они вовлечены в устойчивость к целому ряду стрессов, включая засуху, засоление, замораживание и т.д.

В данной работе засухоустойчивость различных генотипов пшеницы первоначально изучена RAPD маркерами. Далее приведен более глубокий скрининг для идентификация *Dreb 1* генов в различных геномах с помощью функциональных маркеров.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования служили генотипы твердой (*Triticum durum* L.) и мягкой (*Triticum aestivum* L.) пшеницы, различающиеся по засухоустойчивости (Таблица 1).

Таблица 1. Генотипы пшеницы с разной степенью засухоустойчивости

№	Генотипы	Плоидность	Реакция на стресс
	Triticum durum L.		
1	Баракатли - 95		Устойчивый
2	Гарагылчыг - 2	Тетраплоидный	Чувствительный
3	Гырмызы бугда		Устойчивый
	Triticum aestivum L.		
4	Азаматли - 95		Устойчивый
5	Гийматли - 2/17		Средненустойчивый
6	Гырмызы гюль		Средненустойчивый
7	Тале - 38		Средненустойчивый
8	Рузи - 84	Гексаплоидный	Устойчивый
9	12 nd FAWWON No 97 (130/21)		Чувствительный
10	4 tn FEFWSN No 50 (130/32)		Средненустойчивый
11	Нурлу - 99		Средненустойчивый
12	Гобустан		Устойчивый

Выделение растительной ДНК. Выделение ДНК проводили по CTAB методу с некоторыми модификациями (Murray and Tompson, 1980). Свежую растительную ткань в виде фрагмента листа измельчали в присутствии жидкого азота и суспендировали в 1000 мкл экстракционном буфере CTAB (100 мМ Трис-HCl, pH 8,0; 20 мМ ЭДТА; 1,4 мМ NaCl; 40 мМ β-меркаптоэтанол), предварительно согретого на водяной бане до 60^{o}C. Гомогенизацию заканчивали интенсивным встряхиванием на Vortex. Затем в каждую пробирку добавляли 400 мкл хлороформа (99,8%) и пробирку аккуратно пе-

ремешивали. Далее пробирки помещали на водяную баню и инкубировали в течение 10 минут при 60^0С. После инкубации пробирки центрифугировали в настольной центрифуге типа Eppendorf (15000 g) 10 мин при комнатной температуре. После центрифугирования осторожно отбирали супернатант (следя за тем, чтобы не захватить частицы осадка) и переносили в чистые пробирки типа Eppendorf объемом 1,5 мл и добавляли 600 мкл холодного изопропанола, тщательно перемешивали и оставляли при комнатной температуре на 3-5 мин. На этой стадии можно наблюдать дисперсный осадок ДНК. Содержимое пробирок центрифугировали при комнатной температуре в настольной центрифуге типа Eppendorf (15000 g) в течение 10 мин. Осадок несколько раз промывали 70%-ным этанолом, подсушивали в термостате при 56°С в течение 5 минут и растворяли в ТЕ буфере (10 мМ Трис-HCl, pH 8; 1 мМ ЭДТА). Для полного растворения ДНК в буфере образцы на ночь оставляли в холодильнике при 4°С.

Определение количества ДНК. Количество ДНК было определено по оптической плотности при λ = 260 с помощью спектрофотометра ULTROSPEC 3300 PRO («AMERSHAM», США). Чистота геномной ДНК была определена по отношению поглощений A260/A280. Качество ДНК было проверено по работе образцов экстрагированных ДНК в 0,8% агарозном геле, окрашенном 10 мг/мл этидиум бромидом в 1×TBE (Tris base, Boric acid, EDTA) буфере.

Амплификация ДНК. Полимеразную цепную реакцию с RAPD маркерами проводили по методу Williams (1990). Амплификацию ДНК проводили в реакционной смеси объемом 25 мкл, содержащей 10x буфера, 20 нг геномной ДНК, 0,2 мкМ праймера, 200 мкМ каждого: dATP, dCTP, dGTP и dTTP, 2,5 мМ $MgCl_2$ и 0,2 единиц Taq-полимеразы в инкубационном буфере. Для RAPD-анализа использовали 2 олигонуклеотидных декамерных праймера Р6 и Р7 («Eurogentec», США) (Таблица 2), ассоциированных с засухоустойчивостью (Pakniyat, 2007).

Таблица 2. Нуклеотидная последовательность RAPD праймеров, использованных для амплификации ДНК

Обозначение праймера	**Последовательность 5′→ 3′**
P6	TCGGCGGTTC
P7	CTGCATCGTG

ПЦР проводили в амплификаторе «Applied Biosystems 2720 Thermal Cycler» (Сингапур) в следующих условиях: 1цикл – 4 мин при 94°С; 10 цикл – 1 мин при 94°С, 1 мин при 36°С и 1мин при 72 ºС; 35 цикл – 1 мин при 94°С, 1 мин 36,2ºС, 1 мин 72ºС; заключительный цикл элонгации осуществляли при 72°С в течение 15 мин, затем держали при 4°С. Продукты реакции разделяли путем электрофореза в 1,2% агарозном геле в аппарате для проведения горизонтального электрофореза HR-2025-High Resolution («IBI SCIENTIFIC», США), с добавлением этидиумбромида и документировали с помощью «Gel Documentation System» («UVITEK», СК). Размеры амплифицированных фрагментов определяли относительно 100 bp ДНК маркера.

Статистический анализ включал составление бинарных матриц по каждому из праймеров, в которых отмечалось «присутствие» (1) или «отсутствие» (0) фрагменов с одинаковой молекулярной массой на электрофореграмме.

ПЦР с функциональными маркерами для *Dreb 1* гена проводили как описано (Wei, 2009) с некоторыми модификациями в амплификаторе Multigene Gradient («Labnet», США). Пять геном-специфичных праймеров для *Dreb 1* генов пшеницы разработанных с помощью Primer Premier 5.0 software («Eurogentec», США) (http://www.premierbiosoft.com) были использованы для амплификации ДНК (Таблица 3).

Таблица 3. Геном-специфические праймеры для Dreb 1 генов пшеницы

Праймеры	**Последовательность (5′→3′)**	**Локализация в хромосоме**	**Ожидаемый размер (bp)**	**Ann. temp. (°C)**
P18F	CCCAACCCAAGTGATAATAATCT	3B	717	50
P18R	TTGTGCTCCTCATGGGTACTT			
P20F	TCGTCCCTCTTCTCGCTCCAT	3D	1193	63
P20R	GCGGTTGCCCCATTAGACATAG			
P21F	CGGAACCACTCCCTCCATCTC	3A	1113	63
P21R	CGGTTGCCCCATTAGACGTAA			
P22F	CTGGCACCTCCATTGCCGCT	3D	596	63
P25F	CTGGCACCTCCATTGCTGCC	3A	596	57
PRa*	AGTACATGAACTCAACGCACAGGACAAC			

* a PR является общим праймером как для P22F, так и P25F, соответственно

ПЦР был проведен в суммарном объеме 20 мкл, содержащей 80 нг геномной ДНК, 1 х ПЦР буфера, 0,25 мкМ каждого праймера, 0,45 мМ каждого дезоксирибонуклеотида, 4,0 мМ MgCl2 и 1,6 единиц Taq-полимеразы («Sigma», США). Реакцию проводили в указанном выше амплификаторе следующим образом: начальная денатурация 1 цикл – 3 мин при 94°C; 34 цикла – 1 мин при 94°C, 1 мин при температуре отжига для каждого праймера, 1,5 мин при 72°C; и заключительный цикл элонгации проводили при 72°C в течение 10 минут, затем держали при 4°C. Продукты ПЦР разделяли путем электрофореза в 2,5% агарозном геле для проведения горизонтального электрофореза HR-2025-High Resolution («IBI SCIENTIFIC» США), с добавлением этидиумбромида и документировали с помощью «Gel Documentation System» («UVITEK», СК). Размеры амплифицированных фрагменов определяли относительно 100 bp ДНК маркера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

RAPD-ПЦР анализ был проведен, используя проростки 12 генотипов *Triticum* L. с разной степенью засухоустойчивости. На рис. 1. показана электрофореграмма продуктов ПЦР, полученных путем применения праймера P6 (5′TCGGCGGTTC3′). Этот праймер дает фрагменты 920 bp. У неустойчивого к засухе генотипа твердой пшеницы Гарагылчыг-2, и среднеустойчивых генотипов мягкой пшеницы Гийматли-2/17 и Гырмызы гюль этот фрагмент не выявляется. У всех остальных генотипов этот локус хорошо заметен на электрофореграмме, что является подтверждением устойчивости этих генотипов. Обращает на себя внимание тот факт, что 12nd FAWWON No 97 (130/21) оценивается, как неустойчивый к засухе генотип. Однако, у этого генотипа также выявляется локус в области 920 bp. Видимо, с генетической точки зрения, у него есть потенциал для устойчивости, но по некоторым причинам экспрессия этих генов не осуществляется.

Вторым RAPD праймером в наших экспериментах являлся маркер P7 (5′TCGGCGGTTC3′). Этот праймер продуцирует фрагмент в области 750 bp. Согласно электрофореграмме, ожидаемый фрагмент не выявляется как у устойчивого сорта Баракатли-95, так и у неустойчивых к засухе сортов Гарагылчыг-2 и Гийматли- 2/17 (Рис 2). Между тем, у чувствительного к засухе сорта Гырмызы гюль этот локус присутствует. Исходя из результатов ПЦР, проведенного с этим праймером, можно предположить, что RAPD маркер P7 не является абсолютно универсальным для засухоустойчивости и требует дополнительных исследований.

Далее был проведен более глубокий скрининг с целю идентификации *Dreb 1* генов, используя функциональные маркеры, специально синтезированные для A, B и D геномов пшеницы. Праймер P25F/PR синтезирован для амплификации 596 bp фрагментов ДНК *Dreb-A1* гена в геноме A. P21F/P21R также был выбран как праймер, амплифицирующий соответствующий регион (1113-bp ДНК фрагмент) этого же гена. Праймеры P22F/PR и P20F/P20R созданы для последовательностей *Dreb 1* гена из генома D, результатами амплификации, которых являются фрагменты ДНК с размером 596 и 1193 bp, соответственно. Праймер P18F/P18R, амплифицирующий 717-bp ДНК фрагмент, был синтезирован как специфический праймер для B генома.

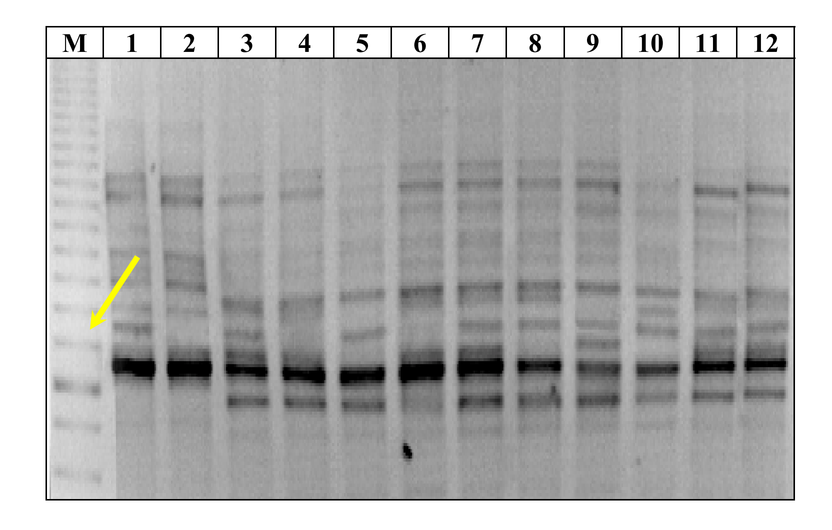


Рис. 1. RAPD-профили пшеницы (*Triticum* L.) растений, индуцированные праймером P6 (5′ TCGGCGGTTC 3′). Стрелка указывает зону 920 bp, которая присутствует у засухоустойчивых сортов и отсутствует у неустойчивых. M (маркер молекулярной массы) - 100 bp, 1 - Баракатли-95, 2 - Гарагылчыг-2, 3 - Азаматли-95, 4 - Гийматли-2/17, 5 - Гырмызы бугда, 6 - Гырмызы гюль, 7 – Тале-38, 8 - Рузи-84, 9 -12nd FAWWON No 97 (130/21), 10 - 4tn FEFWSN No 50 (130/32), 11 - Нурлу- 99, 12 - Гобустан.

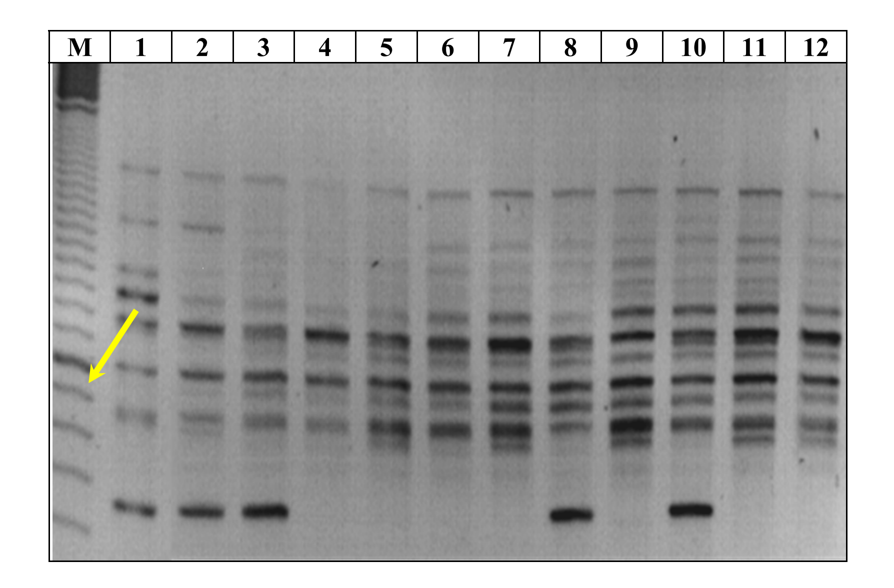


Рис. 2. RAPD-профили *Triticum* L. растений, индуцированные праймером P7 (5′ TCGGCGGTTC 3). Стрелка указывает зону 750 bp. M ДНК маркер - 100 bp, 1 - Баракатли-95, 2 - Гарагылчыг-2, 3 - Азаматли-95, 4 - Гийматли-2/17, 5 - Гырмызы бугда, 6 - Гырмызы гюль, 7 - Тале 38, 8 - Рузи-84, 9 - 12nd FAWWON No 97 (130/21), 10 - 4^{tn} FEFWSN No 50 (130/32), 11 – Нурлу-99, 12 - Гобустан.

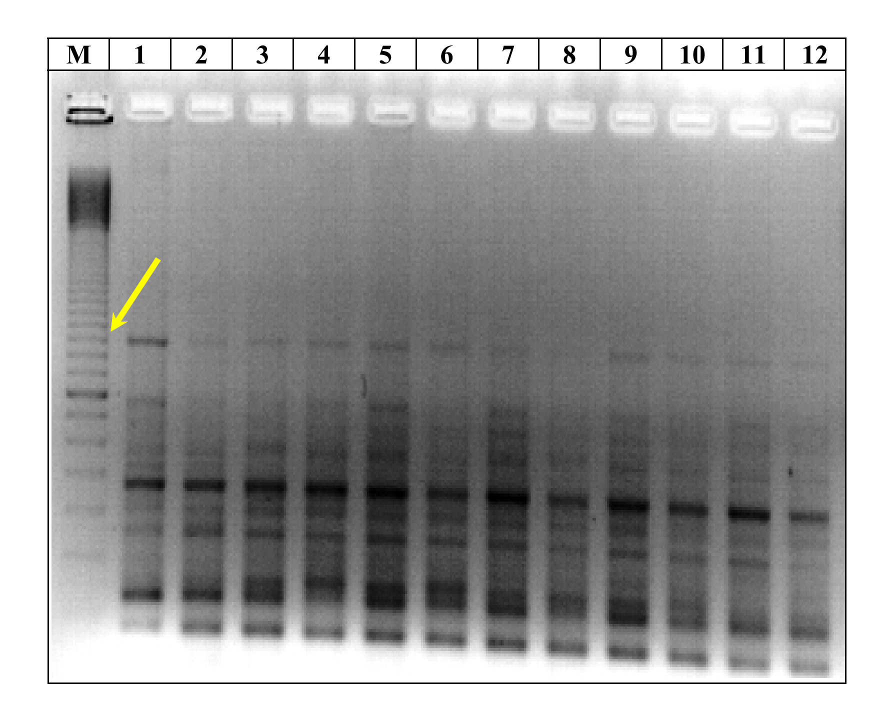


Рис. 3. ПЦР-профили генотипов пшеницы (*Triticum* L.) с применением праймера P21F/P21R, специфичного для генома А. Стрелка указывает фрагмент ДНК размером 1113 bp. M – ДНК маркер - 100 bp. 1 - Баракатли-95, 2 - Гарагылчыг-2, 3 - Гырмызы бугда, 4 - Азаматли-95, 5 - Гийматли-2/17, 6 - Гобустан, 7 - Гырмызы гюл, 8 - Тале-38, 9 - Рузи-84, 10 - 12nd FAWWON No 97 (130/21), 11 - 4^{tn} FEFWSN No 50 (130/32), 12 - Саратовская.

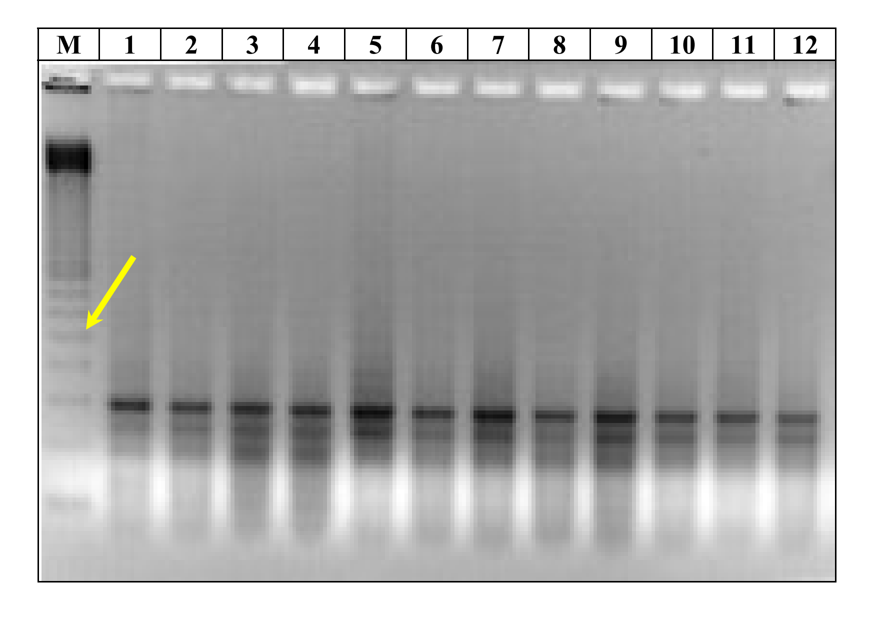


Рис. 4. ПЦР-профили генотипов пшеницы (*Triticum* L.) с применением праймера P25F/PR, специфичного для генома А. Стрелка указывает фрагмент ДНК размером 596 bp. M – ДНК маркер - 100 bp. 1 - Баракатли-95, 2 - Гарагылчыг-2, 3 - Гырмызы бугда, 4 - Азаматли-95, 5 - Гийматли-2/17, 6 - Гобустан, 7 - Гырмызы гюль, 8 - Тале-38, 9 - Рузи-84, 10 - 12nd FAWWON No 97 (130/21), 11 - 4^{tn} FEFWSN No 50 (130/32), 12 - Саратовская.

Гель-электрофорез ПЦР-профилей с применением праймера P21F/P21R, специфичного для генома А, показывает, что за исключением среднеустойчивого генотипа гексаплоидной пшеницы Тале-38, у всех остальных генотипов присутствует фрагмент в области 1113 bp, ответственный за *Dreb 1* ген в геноме А (Рис. 3). Это означает, что у этих генотипов на третьей хромосоме генома А присутствует ген *Dreb 1*, ответственный за толерантность как к засухе, а также и к другим факторам абиотического стресса (Agarwal, 2006).

Вторым праймером для *Dreb 1* гена в геноме А является P25F/PR, амплифицирующий фрагменты размером 596 bp. На рис 4. представлен гель-электрофорез ПЦР-профилей с применением этого праймера. Из рисунка видно, что фрагменты 596 bp не синтезировались у выбранных генотипов. Причиной отсутствия этих фрагментов могут быть мутации, возможно происходившие в регионе гена *Dreb 1*, комплементарном этому праймеру. Потому, что присутствие этого гена в геноме А у выбранных генотипов подтверждается результатами ПЦР с использованием праймера P21F/P21R.

Вей с сотр. выделили из генома А 1670 bp последовательность геномной ДНК гена *Dreb-A1*, кодирующего 261 аминокислот. Она включала более одного интрона, второй экзон и частично 30-UTR (Wei et al., 2009). В геноме А ими были обнаружены три аминокислотные мутации (аминокислоты 47, 151 и 184), включая распространенную мутацию, специфичную для пшеницы (аминокислота 184), расположенную в области богатой *Ser/Thr*, и бессмысленную мутацию у *T.durum* DS107 (аминокислота 47).

Результаты, полученные с применением праймера P18F/P18R, специфичного для *Dreb 1* гена в геноме В, представлены на рис 5. Как видно из рисунка пара фрагментов 717-789 bp выявляется только у Баракатли-95. Это указывает, на то, что у Баракатли-95 в геноме В также существует ген *Dreb 1*. Следует отметить, что тетраплоидный генотип Баракатли-95 проявляет высокую устойчивость по всем параметрам, по сравнению с другими генотипами. Отсутствие ожидаемых 717-789 bp фрагментов, указывающих на существование *Dreb 1* гена в геноме В у остальных генотипов можно объяснить высокой вариабельностью этого участка генома. Анализ сравнения аминокислотной последовательности DREB1 белков показал наиболее специфичные вариации в геноме В, включая три одиночные аминокислотные мутации (аминокислоты 46, 140 и 200) и делецию 24 аминокислот в области, богатой *Ser* и *Thr* у ортологичных А и D геномов, примыкающих к консервативной области, богатой *Ser/Thr*. 717 bp ПЦР продукт *Dreb B1* гена, выделенный из В генома, кодировал 176 аминокислот из экзона 1, и включал часть интрона и часть экзона 2 (Wei et al., 2009).

Мы проводили также ПЦР-анализ с праймерами P20F/P20R и P22F/PR, специфичными для генома D (Рис. 6 и 7). Как известно, геном D встречается только у гексаплоидных генотипов *Triticum aestivum* L. 1748 bp ДНК фрагмент, кодирующий 278 аминокислот, был изолирован из генома D (Wei et al., 2009). Этот фрагмент включает полностью ORF *Dreb-D1* гена, в том числе частично 50- и 30-UTRs. В наших экспериментах не были выявлены ожидаемые фрагменты размерами 596 и 1193 bp, ответственные за *Dreb1* ген в геноме D. Это дает нам возможность предполагать, что взятые нами сорта гексаплоидной пшеницы либо являются нуллисомиками, либо у них в геномах D отсутствуют пары хромосом, содержащие ген *Dreb 1*.

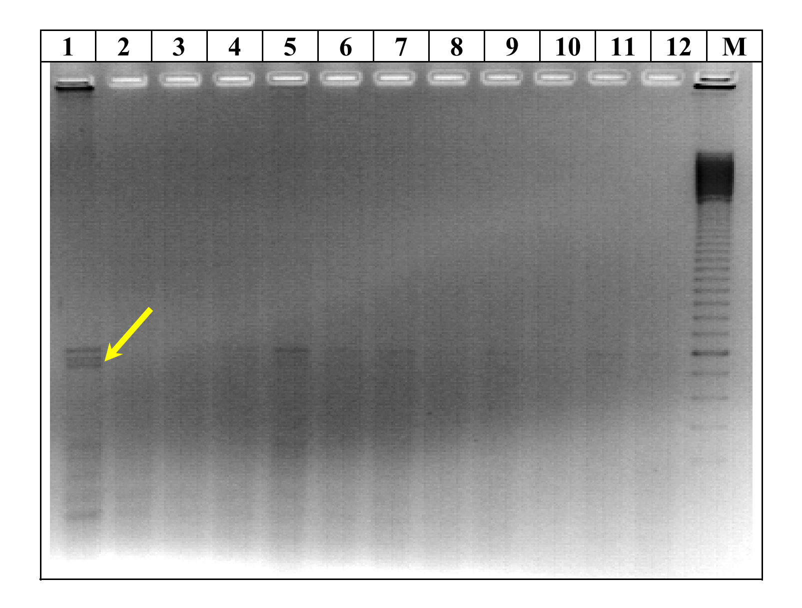


Рис 5. ПЦР-профили генотипов пшеницы (*Triticum* L.) с применением праймера P18F/P18R, специфичного для генома В. Стрелка указывает фрагмент ДНК размером 717-789 bp. M – ДНК маркер - 100 bp. 1 -Баракатли-95, 2 - Гарагылчыг-2, 3 - Гырмызы бугда, 4 - Азаматли-95, 5 - Гийматли-2/17, 6 - Гобустан, 7 - Гырмызы гюль, 8 - Тале-38, 9 - Рузи-84, 10 - 12nd FAWWON No 97 (130/21), 11 - 4^{tn} FEFWSN No 50 (130/32), 12 - Саратовская.

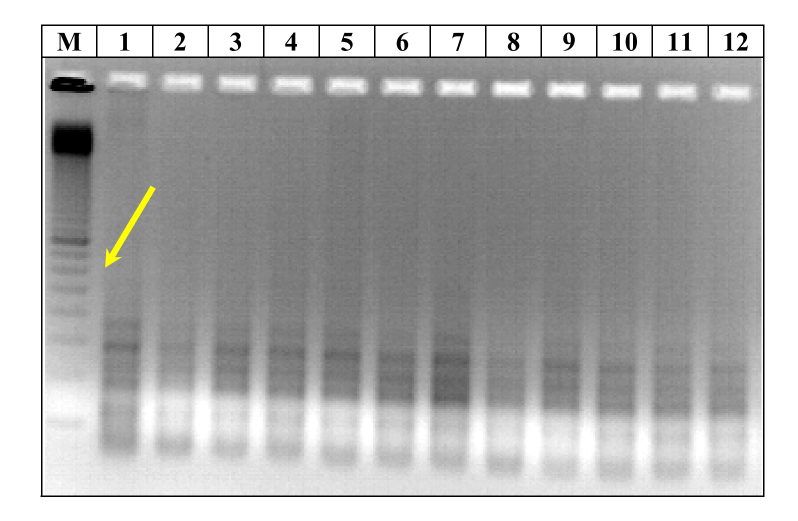


Рис. 6. ПЦР-профили генотипов пшеницы (*Triticum* L.) с применением специфичного для генома D праймера P20F/P20R. Стрелка указывает фрагмент ДНК размером 596 bp. M – ДНК маркер - 100 bp. 1 - Баракатли-95, 2 - Гарагылчыг-2, 3 - Гырмызы бугда, 4 - Азаматли-95, 5 - Гийматли-2/17, 6 - Гобустан, 7 - Гырмызы гюль, 8 - Тале-38, 9 - Рузи-84, 10 - 12nd FAWWON No 97 (130/21), 11 - 4th FEFWSN No 50 (130/32), 12 - Саратовская.

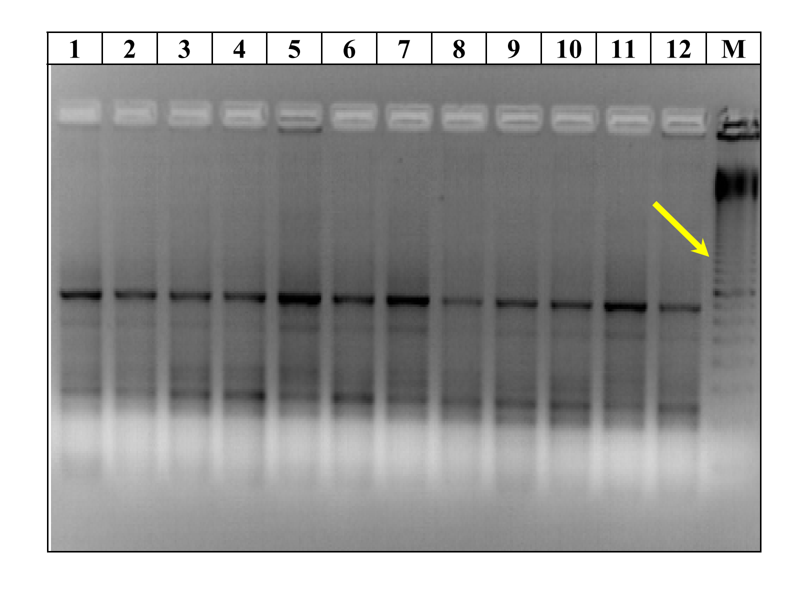


Рис. 7. ПЦР-профили генотипов пшеницы (*Triticum* L.) с применением праймера P22F/P22R, специфичного для генома D. Стрелка указывает фрагмент ДНК размером 1193 bp. M – ДНК маркер - 100 bp. 1 - Баракатли-95, 2 - Гарагылчыг-2, 3 - Гырмызы бугда, 4 - Азаматли-95, 5 - Гийматли-2/17, 6 - Гобустан, 7 - Гырмызы гюль, 8 - Тале-38, 9 - Рузи-84, 10 - 12nd FAWWON No 97 (130/21), 11 - 4th FEFWSN No 50 (130/32), 12 - Саратовская.

Таким образом, с помощью функциональных маркеров специфичных для *Dreb 1* генов пшеницы, мы выявили, что на третьей хромосоме генома A у 3 тетраплоидных и 8 гексаплоидных сортов пшеницы находится ген *Dreb 1*. В отличие от других генотипов, только у высокоустойчивого к засухе тетраплоидного генотипа Баракатли-95 этот ген выявляется как в геноме A, так и в геноме B.

DREB белки содержат ERF/AP2 ДНК-связывающий домен. Этот домен достаточно консервативен, и фактор(ы) транскрипции с его содержанием широко распространены во многих растениях, в том числе *Arabidopsis*, табаке (Ohme-Takagi and Shinshi, 1995), рисе (Sasaki et al., 1994) и кукурузе (Moose and Sisco, 1996). Сравнение аминокислотных последовательностей различных белков DREB демонстрирует высокое сходство последовательности в сигнале ядерной локализации в N-терминальной области (NLS) и некоторое сходство в C-терминальном домене. В домене ERF/AP2 две аминокислоты, 14-валин и 19-глутаминовая кислота играют решающую роль в определении ДНК-связывающей специфичности. Консервативная серин/треонин-богатая область, которая находится рядом с ERF/AP2 доменом, считается ответственной за фосфорилирования DREB белков. Мотив DSAW в конце домена ERF/AP2 и LWSY мотив в конце C-терминала сохраняются в большинстве белков типа DREB1 (Agarwal, 2006).

Первыми выделенными кДНК, кодирующими DRE-связывающие белки, оказались CBF1, DREB1A и DREB2A (Liu et al., 1998) из *Arabidopsis*. С тех пор, DREB гены были выделены из большого числа растений. Два *DREB1A* гомолога (*DREB1B* и *DREB1C*) и один *DREB2A* гомолог (*DREB2B*) были выделены из *Arabidopsis*. Два гомолога *CBF1* (*CBF2* и *CBF3*) были выделены также из *Arabidopsis*. *CBF1* идентичен *DREB1B*, а его гомологи *CBF2* и *CBF3* идентичны *DREB1C* и *DREB1A*, соответственно. *CBF4* гомолог близкий к *CBF/DREB1* был описан у *Arabidopsis* (Haake et al., 2002).

Экспрессия генов *DREB1* широко исследована у различных сельскохозяйственных культур

применительно к различным абиотическим стрессам. Однако только ограниченное число видов растений изучалось на предмет экспрессии *DREB2*. Было обнаружено, что экспрессия гена *AtDREB1* индуцируется холодом, но не дегидратацией, или выраженным солевым стрессом. В ряде исследований было выявлено, что экспрессия обоих *DREB* генов индуцируется абиотическим стрессом, однако, в разные периоды времени. Фактор транскрипции типа *DREB2,* выделенный из пшеницы (*TaDREB1*) был резко индуцирован холодом, но слабо отвечал на засуху, соленость и АБК (Shen et al., 2003). На основе различных исследований становится ясно, что DREB белки являются важными факторами транскрипции в регуляции генов, связанных с абиотическим стрессом, и играют важнейшую роль в наделении растений выносливостью к стрессу. Накопление мРНК для факторов транскрипции, подобных *GLK1* и *GLK2*, участвующих в развитии фотосинтетического аппарата хлоропластов, стромального циклофилина хлоропластов *ROC4 (AtCYP20-3),* транслокатора β-амилазы и триозофосфат/неорганического фосфата позволяет предположить, что на развитие фотосинтетического аппарата хлоропластов и распад углеводов может оказывать влияние гиперэкспрессия *CBF*/*DREB1* у *Brassica* (Savitch et al., 2005). На экспрессию генов *DREB* также оказывают влияние другие члены того же семейства DREB. При использовании обратного генетического подхода было продемонстрировано, что *CBF2/DREB1C* функционирует как негативный регулятор экспрессии *CBF1/DREB1B* и *CBF3/DREB1A*.

Итак, функциональные маркеры (также называемые совершенными или диагностическими маркерами) могли бы быть идеальными орудиями селекции пшеницы, но в настоящее время их использование ограничено нехваткой генов, контролирующих хозяйственно-ценные признаки.

Таким образом, молекулярно-генетический анализ дает возможность выявить специфические геномные маркеры, которые могут использоваться для селекции генотипов устойчивых к различным неблагоприятным факторам внешней среды. Целенаправленное использование специфичных праймеров позволит исследователям сократить затраты труда и средств, необходимые для анализа коллекционных образцов. В будущем селекция, основанная на молекулярных маркерах, может значительно увеличить эффективность бридинга сельскохозяйственных культур (Manavalan, 2009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Agarwal M., Hao Y., Kapoor A., Dong C.H., Fujii H., Zheng X., Zhu J.K. (2006) A R2R3 type MYB transcription factor is involved in the cold regulation of CBF genes and in acquired freezing tolerance. J. Biol. Chem. **281(49):** 37636-37645.

Amir Hossain M., Lee Y., Cho J.I., Ahn C.H., Lee S.K., Jeon J.S., Kang H., Lee C.H., An G., Park P.B. (2010) The bZIP transcription factor OsABF1 is an ABA responsive element binding factor that enhances abiotic stress signaling in rice. Plant Mol. Biol. **72(4-5):** 557-566.

Andersen J.R., Lübberstedt T. (2003) Functional markers in plants. Trends Plant Sci. **8:** 554-560.

Ashraf M. (2010) Inducing drought tolerance in plants: Recent advances. Biotechnol. Adv. **28:** 169.

Gosal S.S., Wani S.H., Kang M.S. (2009) Biotechnology and drought tolerance. J. Crop. Improvement **23:** 19-54.

Haake V., Cook D., Riechmann J.L., Pineda O., Thomashow M.F., Zhang J.Z. (2002) Transcription factor *CBF4* is a regulator of drought adaptation in *Arabidopsis*. Plant Physiol. **130:** 639-648.

Harb A., Krishnan A., Ambavaram M.R., Pereira A. (2010) Molecular and Physiological Analysis of Drought Stress in Arabidopsis Reveals Early Responses Leading to Acclimation in Plant Growth Plant Physiol. **154(3):** 1254-1271.

Iqbal A., Khan A.S., Khan I.A., Awan F.S., Ahmad A., Khan A.A. (2007) Study of genetic divergence among wheat genotypes through random amplified polymorphic DNA. Genet. Mol. Res. **6:** 476-481.

Liu Q., Kasuga M., Sakuma Y., Abe H., Miura S., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. (1998) Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis*. Plant Cell **10:** 1391-1406.

Manavalan L.P., Guttikonda S.K., Phan Tran L.S., Nguyen H.T. (2009) Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. Plant Cell Physiol. **50(7):** 1260-1276.

Moose S.P., Sisco P.H. (1996) *Glossy15*, an *APETAL2*-like gene from maize that regulates leaf epidermal cell identity. Genes Dev. **10:** 3018-3027.

Murray M.G., Thompson W.F. (1980) Rapid isolation of high molecular weight plant DNA.

Nucleic Acids Res. **8:** 4321-4325.

Ohme-Takagi M, Shinshi H. (1995) Ethylene-inducible DNA binding proteins that interact with an ethylene-responsive element. Plant Cell **7:** 173-182.

Pakniyat H., Tavakol E. (2007) RAPD markers associated with drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Pakistan J. Biol.l Sci. **10:** 3237-3239.

Riechmann J.L., Heard J., Martin G. (2000) Arabidopsis transcription factors: genome-wide comparative analysis among eukaryotes. Science **290:** 2105-2110.

Saibo N.J.M., Lourenço T., Oliveira M.M. (2009) Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. Ann. Bot. **103:** 609-623.

Sasaki T., Song J., Koga-Ban Y., Matsui E., Fang F., Higo H., Nagasaki H., Hori M., Miya M., Murayama-Kayano E., Takiguchi T., Takasuga A., Niki T., Ishimaru K., Ikeda H., Yamamoto Y., Mukai Y., Ohta I., Miyadera N., Havukkala I., Minobe Y. (1994) Toward cataloguing all rice genes: large scale sequencing of randomly chosen rice cDNAs from a callus cDNA library. Plant J. **6:** 615-624.

Savitch L.V., Allard G., Seki M., Robert L.S., Tinker N.A., Huner N.P.A., Shinozaki K., Singh J. (2005) The effect of overexpression of two *Brassica CBF*/*DREB1*-like transcription factors on photosynthetic capacity and freezing tolerance in *Brassica napus*. Plant Cell Physiol. **46:** 1525-1539.

Shen Y.G., Zhang W.K., He S.J., Zhang J.S., Liu Q., Chen S.Y. (2003) An EREBP/AP2-type protein in *Triticum aestivum* was a DRE-binding transcription factor induced by cold, dehydration and ABA stress. Theor. Appl. Genet. **106:** 923-930.

Wang W.S., Pan Y.J., Zhao X.Q., Dwivedi D., Zhu L.H., Ali J., Fu B.Y., Li Z.K. (2011) Drought-induced site-specific DNA methylation and its association with drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). J. Exp. Bot. **62(6):** 1951-1960.

Wei B., Jing R., Wang Ch., Chen J., Mao X., Chang X., Jia J. (2009) Dreb1 genes in wheat (*Triticum aestivum* L.): development of functional markers and gene mapping based on SNPs. Mol. Breeding **23:** 13-22.

Williams J.G., Kubelik K.J., Livak J.A., Tingey S.V. (1990) DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful genetic markers. Nucleic Acids Res. **18:** 6531-6535.

Xiong L., Lee H., Ishitani M., Zhu J.K. (2002) Regulation of osmotic stress-responsive gene expression by the LOS6/ABA1 locus in Arabidopsis. J. Biol. Chem. **277:** 8588-8596.

İ.M. Hüseynova

Molekulyar Markerlərdən İstifadə Etməklə Buğda (*Triticum* L.) Genotiplərində Quraqlığa Davamlılığın Qiymətləndirilməsi

Molekulyar markerlərin köməyi ilə 12 buğda (*Triticum* L.) genotipinin quraqlığa davamlılığı yoxlanılmışdır. P6 markerindən istifadə etməklə aparılan PZR nəticəsində məlum olmuşdur ki, həssas genotiplərdən (Qaraqılçıq-2, Qiymətli-2/17 və orta davamlı Qırmızı gül) fərqli olaraq, davamlı genotiplərdə bu markerlə əlaqəli lokus 920 bp oblastında üzə çıxır. Göstərilmişdir ki, RAPD marker P7 buğda genotipləri üçün mütləq universal deyil. Quraqlığa davamlılığı cis-tənzimləyən Dreb1 transkripsiya faktorunun genləri üçün xüsusi sintez edilmiş funksional markerlərdən istifadə etməklə buğda genotiplərində quraqlığa davamlılığının daha dərin skriningi aparılmışdır. P21F/P21R markerindən istifadə zamanı Tale-38 genotipindən başqa, qalan bütün genotiplərdə 1113 bp sahəsində fraqmentlər amplifikasiya olunmuşdur ki, bu da həmin genotiplərin A genomlarının üçüncü xromosomlarında Dreb A1 geninin olmasını göstərir. Digər genotiplərdən fərqli olaraq, davamlı Bərəkətli-95 genotipində B genomunda yerləşən Dreb B1 geninin 717 bp sahəsində PZR məhsulu müşahidə edilir. *Triticum aestivum* L. genotipləri üçün xarakterik olan D genomundan 596 və 1193 bp fraqmentləri amplifikasiya edən P22F/PR və P20/F/P20R praymerləri müsbət nəticə verməmişdir.

I.M. Huseynova

Use of Molecular Markers for Evaluation Drought Stress Tolerance in Wheat (*Triticum* L.) Genotypes

Several screening tests were carried out to evaluate drought resistance in total 12 wheat (*Triticum* L.) genotypes. As a result of PCR using RAPD markers it was found out that primer P6 produced 920 bp band in drought tolerant genotypes in comparison to sensitive ones (Garagylchyg-2, Giymatli-2/17 and semi-tolerant Gyrmyzy gul). Primer P7 produced a 750-bp band that is not absolutely universal for our genotypes. Genome-wide investigation was also conducted using *Dreb 1* genes as an example. P21F/P21R primer amplified 1113 bp fragment in all tested genotypes, excluding Tale-38, suggesting that in these genotypes *Dreb 1A* gene is located on the third chromosome of A genome. The P18F/P18R primer amplified a 717 bp fragment from the B genome. It was found out that *Dreb 1* gene was located on chromosome 3A in all genotypes, including drought-tolerant and drought-sensitive ones, excepting semi-tolerant genotype Tale-38. Contrary to other genotypes, a 717 bp PCR product of *Dreb 1B* gene was located on B genome from drought-tolerant variety Barakatli-95. Primers P22F/PR and P20F/P20R that amplify 596 and 1193 bp fragments, respectively, from D genome, that is common for hexaploid *Triticum aestivum* L. genotypes, did not reveal positive results.

Фотосинтез и Продуктивность Сои [*Glycine max* (L.) Merr.]

Д.А. Алиев[1,2*], Р.С. Мирзоев[1]
[1]*Научно-исследовательский институт земледелия МСХ Азербайджана, Пиршаги, Баку AZ 1098, Азербайджан, *E-mail: aliyev-j@botany-az.org*
[2]*Институт ботаники НАН Азербайджана, Бадамдарское шоссе, 40, Баку AZ 1073, Азербайджан*

Изучены особенности углекислотного газообмена листьев генотипов сои, выращенных в полевых условиях на большой площади и контрастных по продолжительности вегетационного периода, фотосинтетическим признакам и продуктивности. Выявлены сортовые различия в суточном и онтогенетическом ходе изменения фотосинтеза и фотодыхания. Установлено, что активный период фотосинтетического аппарата у высокоурожайных генотипов сои продолжается более длительное время. Интенсивность фотосинтеза и скорость выделения CO_2 на свету за счет фотодыхания больше у высокоурожайных генотипов. Величина фотодыхания у контрастных генотипов сои составляет около 28-35% от интенсивности фотосинтеза. Отношение истинного фотосинтеза и фотодыхания у генотипов с различной продуктивностью достаточно постоянно в течение онтогенеза, что свидетельствует о прямой положительной корреляции между истинным фотосинтезом и фотодыханием.

Ключевые слова: фотосинтез, фотодыхание, продуктивность, генотипы сои

ВВЕДЕНИЕ

Соя - растение семейства бобовых, родиной которого является восточная Азия. Она является одним из самых древних культурных растений. О возделывании сои упоминается в самой ранней китайской литературе, относящейся к периоду 3-4 тысячелетий до нашей эры. Внимание к себе она привлекла лишь в XIX веке, и с тех пор начала широко распространяться по всему земному шару. Культурная соя широко возделывается в Азии, Южной Европе, Северной и Южной Америке, Центральной и Южной Африке, Австралии, на островах Тихого и Индийского океанов на широтах от экватора до 55-60°.

Сою часто называют «чудо-растением» - этот интерес обусловлен высококачественным составом ее зерна, содержащего в зависимости от сорта и условий произрастания – 35-55% легкоусвояемого белка, 17-27% жира, до 30% углеводов, витамины и др. Среди всех возделываемых в мире сельскохозяйственных культур соя является одной из самых высокобелковых. Благодаря богатому и разнообразному химическому составу, она широко используется как продовольственная, кормовая и техническая культура, имея при этом большое агротехническое значение (Алиев и Акперов, 1995; Aliyev and Akperov, 1998; Ososki and Kennelly, 2003; Pimentel and Patzek, 2008; Sakai and Kogiso, 2008). Соя также обладает способностью усваивать атмосферный азот (Burris and Roberts, 1993) и, следовательно, требует минимальных затрат на азотные удобрения, что часто считается единичным огромным энергетическим вкладом в сельское хозяйство.

Мировая продукция сои в 2009 г. составила около 210, 8 млн. тон (Soystats, 2010). Потребление продуктов на основе сои усиливается по всему миру благодаря описанному целебному воздействию, включающему снижение уровня холестерола, предотвращение рака, диабета и ожирения, защиту против кишечных и почечных заболеваний (Friedman and Brandon, 2001).

Соя – однолетнее растение, корневая система стержневая. У всех видов рода Соя, листья тройчатосложные, изредка встречаются 5, 7 и 9-листочковые, с опущенными листочками и перистым жилкованием.

Процесс фотосинтеза является основным звеном в общей продуктивности растений. Соя, как и большинство сельскохозяйственных культур, относится к так называемым C_3-растениям. У них одновременно с фотосинтезом происходит выделение из листьев части ассимилированной углекислоты в процессе дыхания на свету (Sharkey, 1988). Это приводит к тому, что реальная величина ассимиляции CO_2 у C_3-растений оказывается значительно меньше осуществляемого фотосинтеза. Поскольку фотодыхание снижает эффективность фотосинтеза, многие исследователи считали его ненужным и даже расточительным процессом (Zelitch, 1971, 1975; Ogren, 1975, 1976; Chollet and Ogren, 1975; Holaday and Chollet, 1984; Peterhansel and Maurino, 2011). Формировалась концепция о возможности значительного повышения продуктивности C_3-растений путем отбора форм с понижен-

ной интенсивностью фотодыхания. Предположение о расточительстве фотодыхания и стремление уменьшить или блокировать полностью его с целью повышения продуктивности у различных исследователей продолжалось с 70-х г. до 2010 г. в разных научных центрах.

Предлагалось искать пути ингибирования или снижения фотодыхания с помощью химических средств или генетическим способом (Zelitch, 1971, 1975, 1992; Ogren, 1975, 1976; Servaites and Ogren, 1977; Kebeish et al., 2007; Maurino and Peterhansel, 2010). Однако ингибиторы, подавляющие гликолатный метаболизм, не уменьшали фотодыхание и не увеличивали интенсивность фотосинтеза (Servaites and Ogren, 1977). Кроме того, на основании теории взаимосвязи фотосинтеза и фотодыхания, основанной на конкуренция между CO_2 и O_2 за 1,5-рибулозобисфосфаткарбоксилазу, которая проявляется на уровне карбоксилазно-оксигеназной функции этого фермента, показано существование положительной связи между процессами фотосинтеза и фотодыхания при постоянной внутриклеточной концентрации CO_2 (Алиев и др., 1988; Aliev et al., 1996).

В данной работе приводятся результаты комплексных исследований компонентов углекислотного газообмена листьев у генотипов сои, контрастных по продуктивности и фотосинтетическим признакам в естественных условиях выращивания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Опыты проводились на орошаемом участке экспериментальной базы Азербайджанского НИИ земледелия, расположенном на Апшеронском полуострове. Объектами исследования служили генотипы сои [*Glycine max* (L.) Merr.], различающиеся по росту, архитектонике, продолжительности вегетационного периода, продуктивности и другим морфофизиологическим признакам: Раняя-10, Быстрица, Волна, ВНИИМК-3895, Комсомолка, Провар, ВНИИМК-9, Пламя, Бийсон и Высокорослая -3 (Рис. 1-4). Генотипы Быстрица и Волна - низкорослые (40-55 см), скороспелые (вегетационный период 80-90 дней), листья мелкие, кусты сжатые, низкоурожайные (2-2,3 т/га). Комсомолка и ВНИИМК-3895 – среднерослые (60-70 см), среднеспелые (вегетационный период от 115 до 126 дней), зерно средней крупности, отличаются полусжатой формой куста, средней ветвистостью, высоким прикреплением нижних бобов, высокоурожайные (3,5- 4,0 т/га). Генотип Раняя -10 - низкорослый, вегетационный период от 110 до115 дней, зерно мелкое, имеет полусжатую форму куста, высокоурожайный (3,3 т/га). Сорта Провар, Бийсон, ВНИИМК-9, Высокорослая-3 и Пламя относятся к высокорослой группе (80-115 см), среднеспелые (вегетационный период 120-138 дней), зерно крупное, характеризуются широкой формой куста, среднеурожайные (2,5-3,0 т/га). Сорт Провар и Бийсон интродуцированы из США, остальные сорта выведены во Всесоюзном научно-исследовательском институте масличных культур (ВНИИМК).

Все генотипы выращены в идентичных полевых условиях на большой площади с соблюдением всех требований агротехники выращивания и опытного дела (Рекомендации по возделыванию сои, 1978; Алиев и др., 1981, 1982; Алиев и Акперов, 1985; Мирзоев, 1990). Площадь учетной делянки 54 м^2, полевые опыты проведены в 4-кратной повторности с оптимальным расстоянием междурядья 60 см. Высокий агрофон (оптимальные условия минерального питания) применен в целях установления потенциальных фотосинтетических продуктивностей исследуемых сортов сои (Алиев и Акперов, 1985, 1986).

Посев проводили в третьей декаде апреля, при температуре почвы не менее 12-13˚C. Влажность почвы поддерживали на уровне 70-75% от полной влагоемкости почвы (ПВ). В течение вегетационного периода проводились фенологические наблюдения за ростом и развитием растений.

Для измерения интенсивности углекислотного газообмена был использован инфракрасный газоанализатор URAS-2T («Хартман и Браун», ФРГ) в открытой системе тока (Алиев и др., 1996). Была изготовлена специальная термостатируемая листовая камера из латуни с окнами из оптического стекла площадью 10 см^2.

Интенсивность фотодыхания определяли по разности величин скорости выделения CO_2 на свету без CO_2 и темнового дыхания.

Ассимиляционную поверхность листьев измеряли с помощью автоматического измерителя площади «AAC-400» («Kayashi» Delkon Co LTD, Япония). Удельную поверхностную плотность (УПП) листа рассчитывали по отношению его сухой массы к площади. ФАР рассчитывали по методу (Тооминг и Гуляев, 1967). Данные обработаны статически на 5%-ном уровне значимости (Доспехов, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ морфофизиологических признаков и урожая сортов сои показывает, что основными факторами урожайности являются условия функционирования всех фотосинтезирующих

систем на уровне посева, определяемые условиями возделывания, особенно минеральным питанием и орошением. Показано, что высокий агрофон способствует росту урожайности и значительному улучшению качества зерна (Алиев и Акперов, 1986). Генотипы интенсивного типа при оптимальной архитектонике обладают высокой фотосинтетической деятельностью и обеспечивают получение высокого (3,5-4,0 т/га) и качественного (40% белка) урожая сои.

Вклад листьев в общую ассимиляцию CO_2 в значительной степени зависит от их ярусного расположения и пространственной ориентации (Алиев и Акперов, 1985; Мирзоев, 1990). Физиологически активные листья средних ярусов (9,10, 11) с более высокой удельной поверхностной плотностью (0,44 – 0,51 г/дм^2) обладают более интенсивным поглощением CO_2 по сравнению с листьями остальных ярусов. Листья верхних ярусов по сравнению с нижними также обладают максимальной величиной УПП и интенсивности фотосинтеза. Очевидно, повышение УПП верхних и средних ярусов при благоприятной освещенности приводит к тому, что нижние слои находятся при недостаточной для активного фотосинтеза освещенности.



Рис. 1. Генотип сои [*Glycine max* (L) Merr.].



Рис. 2. Посевы различных генотипов сои.





Рис. 3. Измерение интенсивности фотосинтеза и фотодыхания у генотипов сои в полевых условиях.



Рис. 4. Сбор урожая генотипов сои.

Сравнительное исследование интенсивности фотосинтеза в течение дня показало, что дневные изменения интенсивности фотосинтеза листьев независимо от генотипов характеризуются двухвершинными кривыми, показывающими резкое возрастание интенсивности фотосинтеза в утреннее (9-11 ч) и вечернее (16-18 ч) время, с полуденной депрессией (Рис. 5-7). Фотосинтез листьев низкоурожайного генотипа Быстрица начинается, примерно, около 7 ч утра, быстро возрастает с восходом солнца и достигает своего максимального значения к 11 ч. Затем интенсивность фотосинтеза к 14-15 ч резко падает и наблюдается его самое низкое значение за день. После 15 ч начинается второй подъем. Следует отметить, что солнечная радиация к 14 ч была наибольшей и составляла 0,44 кал/см^2 мин.

Изменение температуры окружающей среды и ФАР за сутки показывает, что их максимальное значение достигается к 12-16 ч (Рис. 5

А). В это время и происходит дневная депрессия фотосинтеза. В полуденное время спад ассимиляции CO_2 обуславливается повышением температуры листьев, вследствие чего усиливается дыхание, нарушается водный режим, ослабляется отток ассимилятов и изменяются другие физиологические процессы.

В вечерние часы понижается интенсивность фотосинтеза и наблюдается углекислотный компенсационный пункт. С наступлением темноты фотосинтетический газообмен переходит на дыхательный и наблюдается выделение углекислотного газа в результате дыхания. В ночные часы интенсивность темнового дыхания достигает своего максимального значения и проявляется тенденция к его уменьшению. После 5-6 ч интенсивность выделения CO_2 за счет темнового дыхания резко уменьшается, а после 7 ч утра с выходом солнца дыхательный газообмен переходит к фотосинтетическому, который в течение короткого времени резко возрастает.

Высокоурожайные генотипы отличаются более высокой интенсивностью фотосинтеза, чем листья низкоурожайных генотипов. Аналогичная картина наблюдается и в динамике дыхательного газообмена. В течение ночного периода высокоурожайные генотипы имеют относительно высокую интенсивность дыхания.

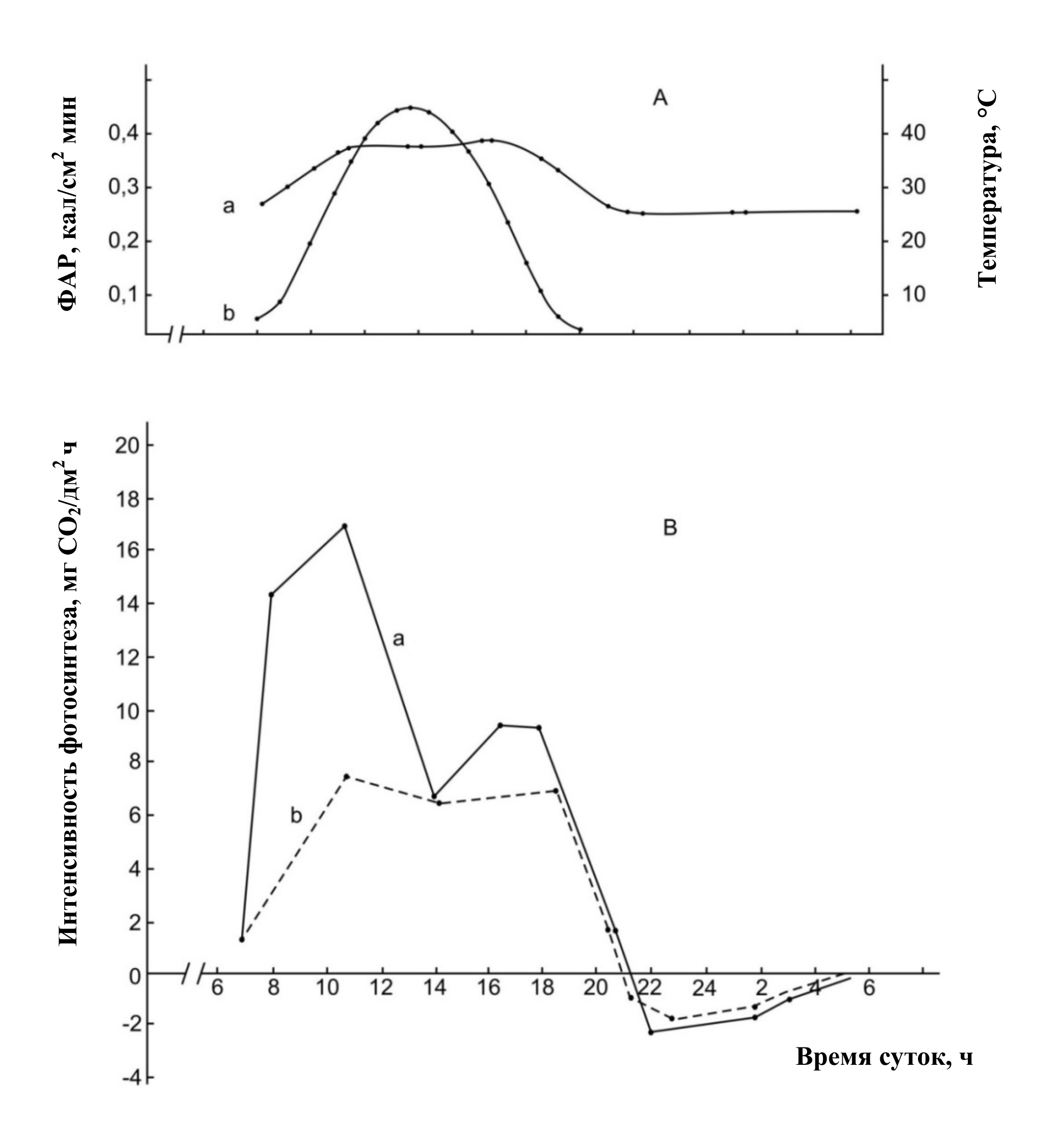


Рис. 5. Суточная динамика интенсивности газообмена листьев у низкоурожайного генотипа Быстрица в фазе налива зерна.

Аа – температура окружающей среды, Аб – ФАР; Ва – интенсивность газообмена листьев растений, выращенных при применении минеральных элементов; Вб – интенсивность газообмена листьев растений, выращенных без применения минеральных элементов (контроль).

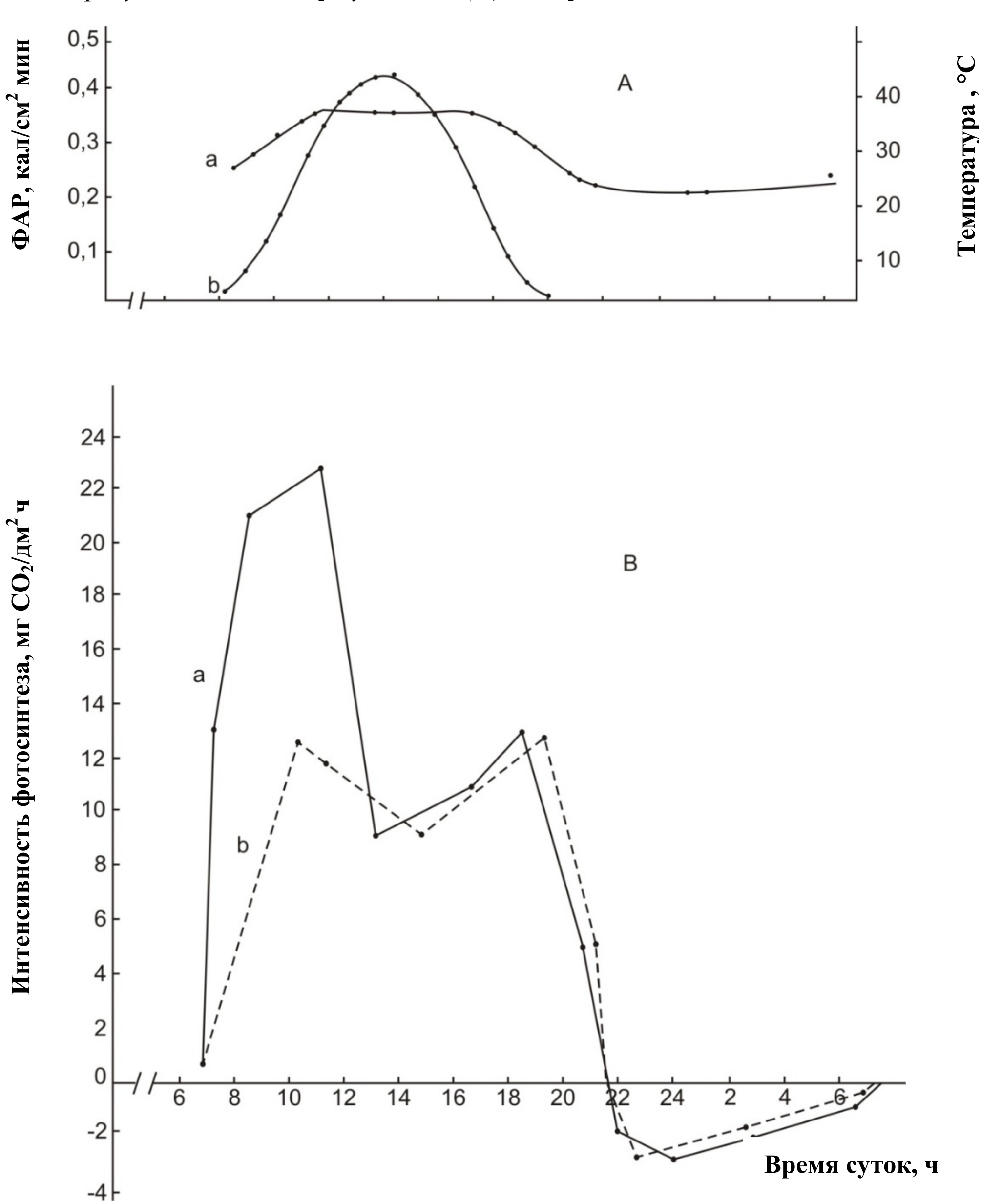


Рис. 6. Суточная динамика интенсивности газообмена листьев высокоурожайного генотипа Комсомолка в фазе налива зерна.
Аа – температура окружающей среды, Аб – ФАР; Ва – интенсивность газообмена листьев растений, выращенных при применении минеральных элементов; Вб – интенсивность газообмена листьев растений, выращенных без применения минеральных элементов (контроль).

Листья нижнего и среднего ярусов у высокоурожайных генотипов в фазе ветвления поглощают CO_2 несколько больше, чем листья соответствующих ярусов среднеурожайных генотипов. У всех генотипов в этой фазе больше CO_2 поглощают листья среднего яруса (Рис. 8). В фазе цветения интенсивность ассимиляции CO_2 резко увеличивается у всех генотипов и во всех ярусах, но максимальное поглощение CO_2 наблюдается в листьях среднего яруса. В фазе формирования бобов интенсивность листьев нижнего яруса сильно падает. На протяжении всего периода вегетации наибольшей интенсивностью фотосинтеза отличались листья среднего яруса. К концу вегетации оставалась высокой и активность листьев верхнего яруса.

В онтогенезе генотипы сои, контрастные по гено- и фенотипическим особенностям, отличаются как по максимальной величине интенсивности фотосинтеза, так и по продолжительности их высокоактивного периода (Рис. 9). Интенсивность фотосинтеза листьев различных генотипов сои, начиная с фазы ветвления, постепенно возрастает и достигает максимума в фазе цветения - формирования бобов и затем снижается в конце фазы формирования бобов.

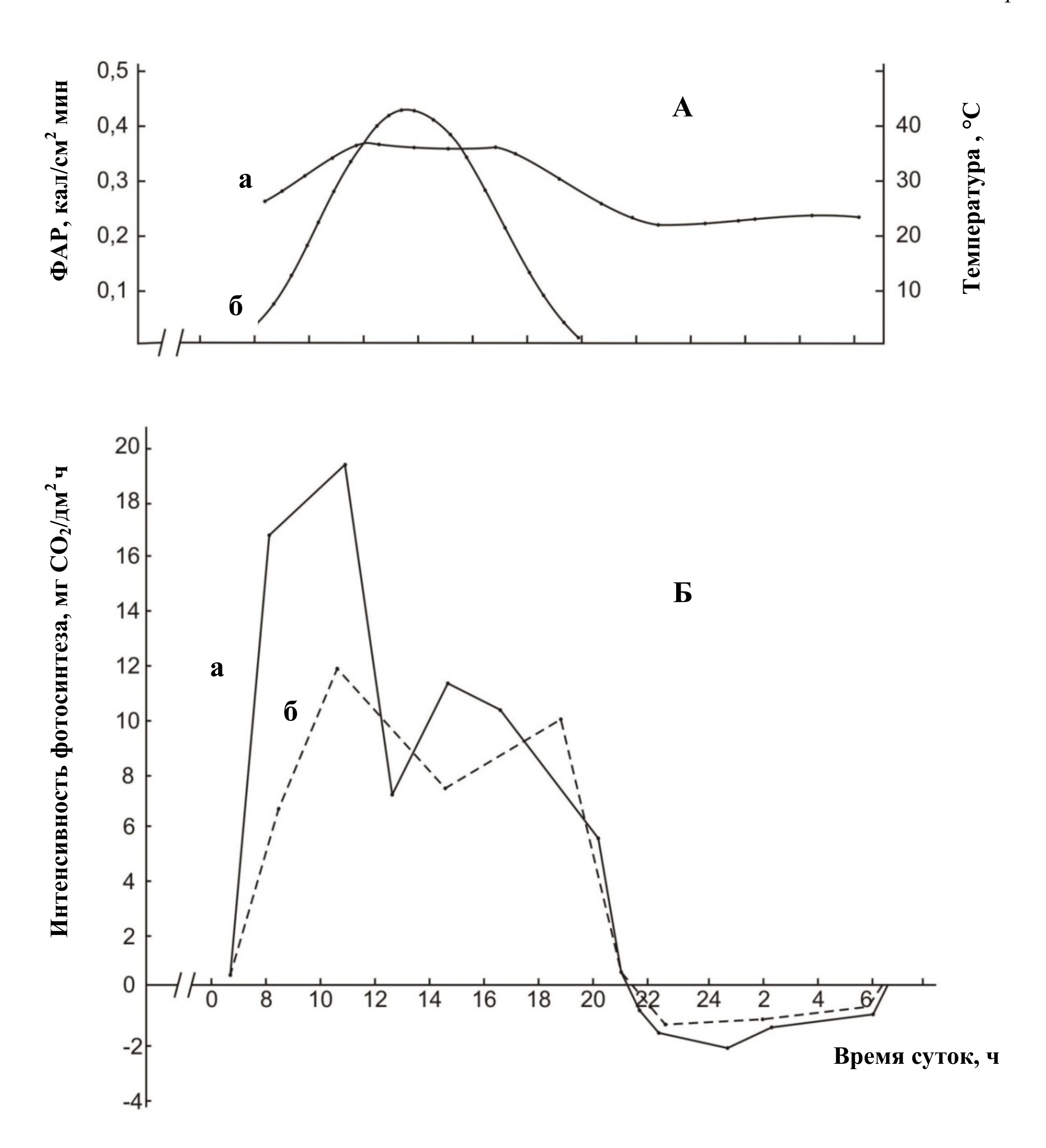


Рис. 7. Суточная динамика интенсивности газообмена листьев у среднеурожайного генотипа Провар в фазе налива зерна.
Аа – температура окружающей среды, Аб – ФАР; Ба – интенсивность газообмена листьев растений, выращенных при применении минеральных элементов; Бб – интенсивность газообмена листьев растений, выращенных без применения минеральных элементов (контроль).

При этом листья у высокоурожайных генотипов (ВНИИМК-3895 и Комсомолка) во все фазы развития, особенно в период цветения и формирования бобов, более интенсивно поглощают CO_2 и поддерживают высокую интенсивность фотосинтеза более длительное время. Сорт ВНИИМК-3895 вступает в фазу формирования бобов на 5-8 дней раньше и в течение 10-15 дней интенсивность фотосинтеза поддерживается на высоком уровне. Самый длинный период цветения - формирования бобов отмечен у этого сорта (в среднем 53 дней за четыре года). Следовательно, в накоплении урожая зерна основную роль играет не общая длина вегетационного периода, а продолжительность периода формирования бобов и налива зерна (Мирзоев, 1988 а, б; Акперов и Мирзоев, 1990; Алиев и др., 1992).

В отличие от средне- и высокорослых генотипов, низкорослые скороспелые генотипы (Быстрица и Волна) характеризовались непродолжительным периодом высокого значения интенсивности фотосинтеза. Это указывает на то, что скороспелость и низкорослость не всегда сопровождаются высоким значением интенсивности фотосинтеза. Среднеурожайный генотип Пламя при относительно невысоком поглощении CO_2 (23.3 мг CO_2/дм^{2}час) характеризуется более продолжительным активным периодом, а по урожайности уступает среднерослым генотипам (Рис. 9).

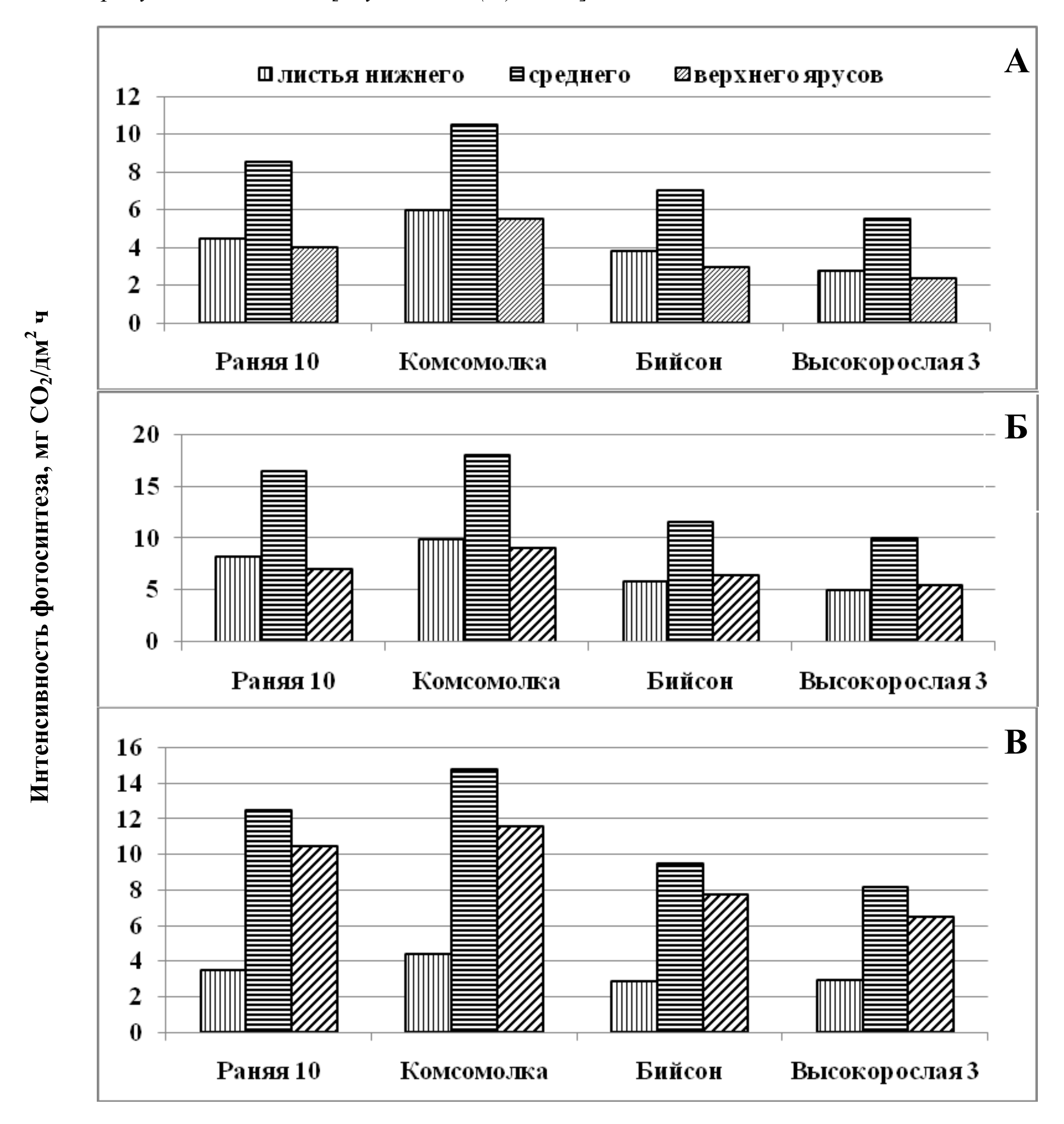


Рис. 8. Сезонная динамика интенсивности фотосинтеза листьев различных ярусов низкорослых высокоурожайных (Раняя), среднерослых высокоурожайных (Комсомолка) и высокорослых среднеурожайных (Бийсон, Высокорослая) генотипов сои: А - фаза ветвления, Б - цветение, В - начало формирования бобов.

Улучшение условий выращивания значительно способствует активизации фотосинтетической деятельности растений в посеве. При этом интенсивность фотосинтеза повышается на 30-50%. Соя, как большинство сельскохозяйственных культур, относящихся к C_3-растениям, имеет активное фотодыхание, на которое тратится часть продуктов фотосинтеза.

Изменение составляющих углекислотного газообмена, за исключением темнового дыхания, у всех исследованных генотипов в онтогенезе происходит пропорционально (Рис. 10-11). Максимальная величина этих составляющих, наблюдается у низкоурожайных сортов (Быстрица и Волна) к 60-дневнему возрасту, у высокоурожайных (ВНИИМК - 3895 и Комсомолка) и среднеурожайных (Провар и ВНИИМК-9) к 80-дневнему, а у Пламя к 90-дневнему возрасту.

Отношение истинного фотосинтеза и фотодыхания в онтогенезе листьев довольно постоянно и составляет у низкоурожайных сортов в среднем 29%, у высокоурожайных - 35% и у среднеурожайных - 28% (Мирзоев, 1988 а, б, 1990; Алиев и др., 1992). Это означает, что при фотодыхании тратится около трети углерода, ассимилированного при фотосинтезе.

Одинаковый характер изменения интенсивности истинного фотосинтеза и фотодыхания в течение вегетации доказывает существование положительной связи между ними.

Количественная характеристика составляющих углекислотного газообмена показывает, что если принять величину истинного фотосинтеза за 100%, тогда величина наблюдаемого фотосинтеза у растений I группы в среднем составляет 65%, фотодыхания - 29%, темнового дыхания - 6%,

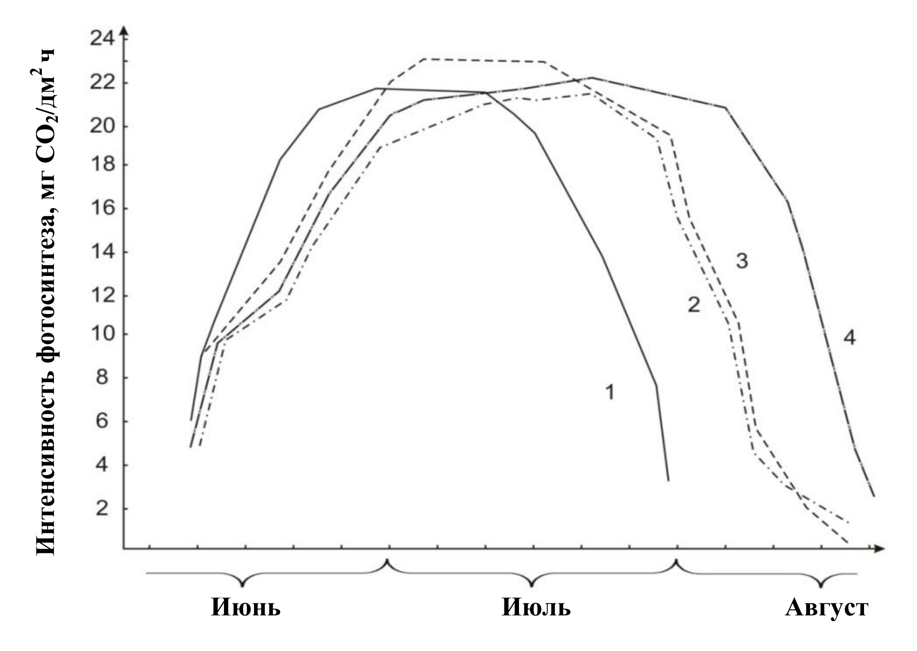


Рис. 9. Онтогенетические изменения интенсивности фотосинтеза у различных генотипов сои.
1 - Волна; 2 - ВНИИМК-9; 3 - ВНИИМК-3895; 4 - Пламя.

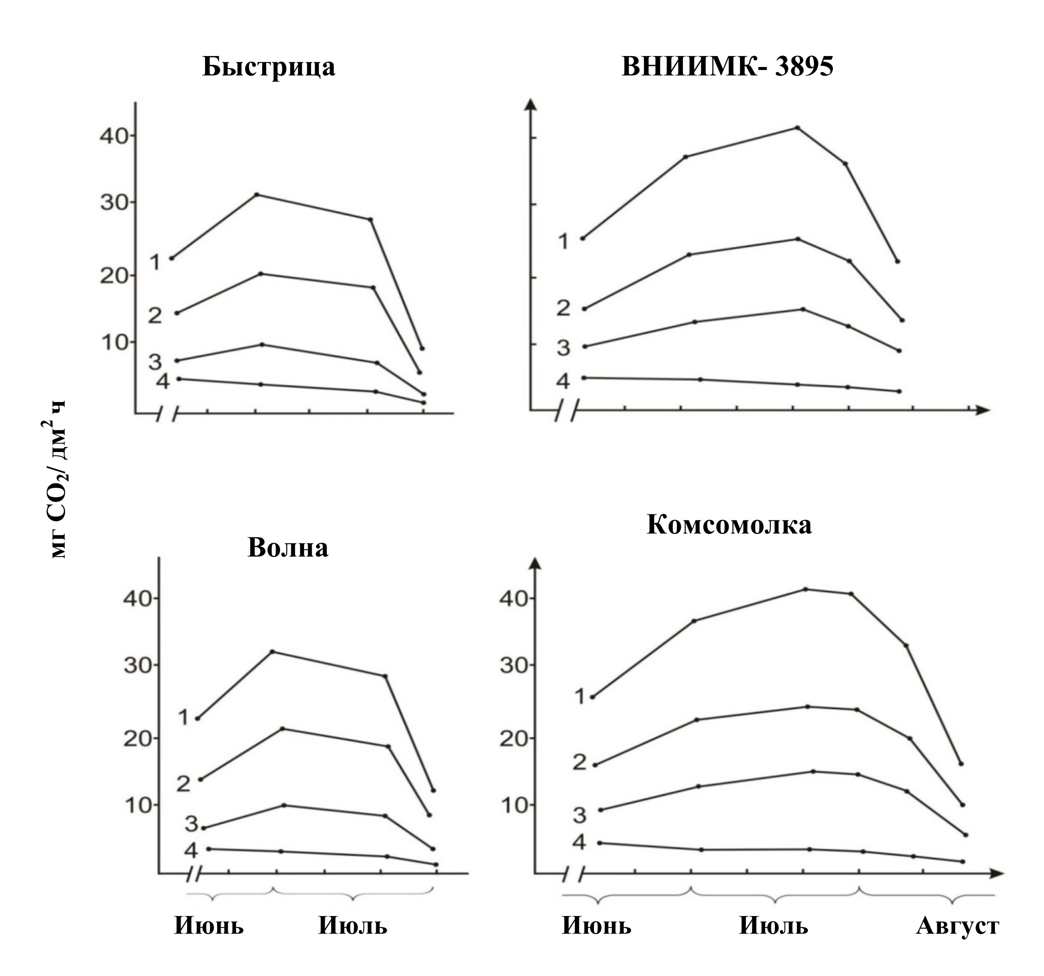


Рис. 10. Составляющие углекислотного газообмена листьев из низкоурожайных (Быстрица, Волна) и высокоурожайных (ВНИИМК, Комсомолка) генотипов сои:
1 - истинный фотосинтез; 2 - наблюдаемый фотосинтез;
3 - фотодыхание; 4 - темновое дыхание.

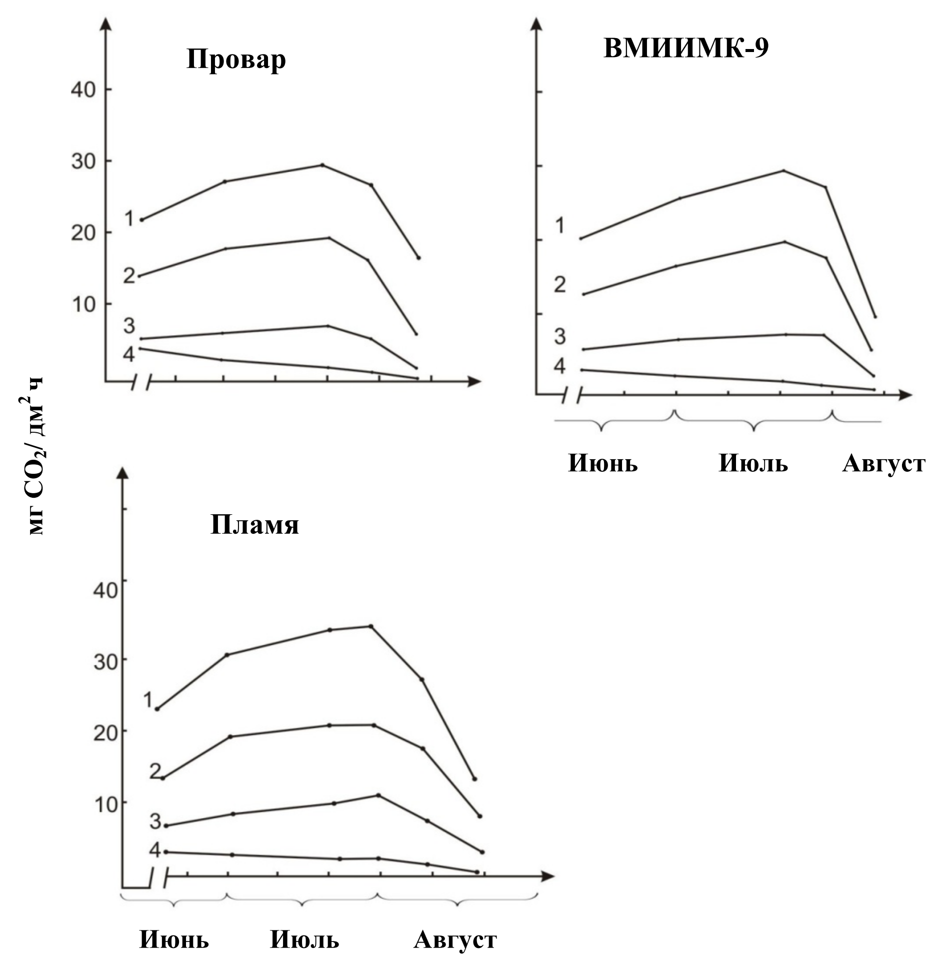


Рис. 11. Составляющие углекислотного газообмена листьев среднеурожайных (Провар, ВНИИМК-9 и Пламя) генотипов сои:
1 - истинный фотосинтез; 2 - наблюдаемый фотосинтез;
3 - фотодыхание; 4 - темновое дыхание.

II группы - 60%, 35%, 5% и III группы - 66%, 28% и 6 %, соответственно. Эти данные показывают, что в процессе выделения CO_2 на свету основная роль принадлежит фотодыханию, величина которого больше у высокоурожайных генотипов сои по сравнению с низкоурожайными.

На основании этих результатов можно сделать вывод, что попытки обнаружить или получить высокопродуктивные генотипы с высокой интенсивностью фотосинтеза и низким фотодыханием малоперспективны и целесообразно в селекционной работе ориентироваться на генотипы с высокой интенсивностью и фотосинтеза, и фотодыхания.

Таким образом, для целенаправленной селекции высокоурожайных генотипов сои предлагаются следующие параметры: форма листа компактная, листья средней крупности, располагающиеся преимущественно в среднем ярусе, с высокой интенсивностью фотосинтеза и фотодыхания, высокой удельной поверхностной плотностью и более длительным периодом образования бобов - налива зерна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акперов З.И., Мирзоев Р.С. (1990) Фотосинтетические признаки различных генотипов сои, отличающиеся по урожайности. Вестник с/х-науки АзССР, Баку **2**: 6-9.

Алиев Д.А., Акперов З.И. (1985) Динамика структуры посевов и фотосинтетические признаки генотипов сои. Известия АН Азербайджанской ССР (серия биологических наук) **3**: 3-10.

Алиев Д.А., Акперов З.И. (1986) Представление об идеальной сое. Известия АН Азербайджанской ССР (серия биологических наук) **2**: 3-11.

Алиев Д.А., Акперов З.И. (1995) Фотосинтез и урожай сои. Москва-Баку, Родник: 126 с.

Алиев Д.А., Акперов З.И., Набиев М.Г. (1981) Возделывание сои в орошаемых условиях Азербайджанской ССР (Рекомендации). Баку: 8 с.

Алиев Д.А., Акперов З.И., Набиев М.Г. (1982) Возделывание сои на орошаемых землях Азербайджанской ССР. Баку, Азернешр: 54 с.

Алиев Д.А., Ахмедов А.А., Мирзоев Р.С. (1992) Динамика компонентов углекислотного газообмена листьев сои в полевых условиях. Известия АН Азербайджанской ССР (серия биологических наук) **1-6**: 76-82.

Алиев Д.А., Гулиев Н.М., Керимов С.Х., Идаятов Р.Б. (1988) Ферменты первичного акцептирования CO_2 в онтогенезе флагового листа генотипов пшеницы. Известия АН АзССР (серия биологических наук) **4:** 12-20.

Алиев Д.А., Керимов С.Х., Гулиев Н.М., Ахмедов А.А. (1996) Особенности метаболизма углерода у генотипов пшеницы, контрастных по фотосинтетическим признакам. Физиол. раст. **43(1):** 42-48.

Доспехов В.А. (1985) Методика полевого опыта. Москва, Агропромиздат: 351 с.

Мирзоев Р.С. (1988 а) Сезонные изменения интенсивности фотосинтеза различных генотипов сои. Тезисы докладов IV республиканской конференции. Баку: 78.

Мирзоев Р.С. (1988 б) Углекислотный газообмен и фотосинтетические признаки различных генотипов сои. Тезисы докладов республиканской конференции аспирантов и молодых научных работников. Тбилиси: 38.

Мирзоев Р.С. (1990) Обмен CO_2 генотипов сои, отличающихся по фотосинтетическим признакам и продуктивности. Автореф. дис. канд. биол. наук. Баку: 22 с.

Рекомендации по возделыванию сои на орошаемых землях Северного Кавказа (1978) Краснодар: 19 с.

Тооминг Х.Г., Гуляев Б.И. (1967) Методика измерения фотосинтетически активной радиации. Москва, Наука: 143 с.

Aliyev D.A., Akperov Z.I. (1998) Fotosinteza şi recolta de soia. Ştininta, Chişina: 127 p.

Burris R.H., Roberts G.P. (1993) Biological nitrogen fixation. Annu. Rev. Nutr. **13:** 317-335.

Chollet R., Ogren W.L. (1975) Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. Bot. Rev. **41(2):** 137-179.

Friedman M., Brandon D.L. (2001) Nutritional and health benefits of soy proteins. J. Agric. Food Chem. **49:** 1069-1086.

Holaday A.S., Chollet R. (1984) Photosynthetic/photorespiratory characteristics of C_3-C_4 intermediate species. Photosynth. Res. **5:** 307-323.

Kebeish R., Niessen M., Thiruveedhi K., Bari R., Hirsch H.-J., Rosenkranz R., Stäbler N., Schönfeld B., Kreuzaler F., Peterhansel C. (2007) Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana*. Nature Biotech. **25:** 593-599.

Maurino V.G., Peterhansel C. (2010) Photorespiration: current status and approaches for metabolic engineering. Curr. Opin. Plant Biol. **13:** 249-256.

Ogren W.L. (1975) Control of photorespiration in soybean and maize. In: Environmental and Biological Control of Photosynthesis (Marchelle R., ed.), The Hague, W.Junk: 45-52.

Ogren W.L. (1976) Search for higher plants with modifications of the reductive pentose phosphate pathway of CO_2 assimilation. In: CO_2 Metabolism and Plant Productivity (Burris R.H., Black C.C., eds.), University Park Press, Baltimore: 19-29.

Ososki A.L., Kennelly E.J. (2003) Phytoestrogens: a review of the present state of research. Phytother. Res. **17:** 84-869.

Peterhansel C., Maurino V.G. (2011) Photorespiration redesigned. Plant Physiol. **155:** 49-55.

Pimentel D., Patzek T. (2008) Ethanol production using corn, switchgrass and wood; biodiesel production using soybean. In: Biofuels, Solar and Wind as Renewable Energy Systems (Pimentel D., ed.), Springer, New York: 373-394.

Sakai T., Kogiso M. (2008) Soy is of flavones an immunity. J. Med. Invest. **55:** 176-173.

Servaites J.C., Ogren W.L. (1977) Chemical inhibition of the glycolate pathway in soybean leaf cells. Plant Physiol. **60:** 461-466.

Sharkey T.D. (1988) Estimating the rate of photorespiration in leaves. Physiol. Plant. **73:** 147-152.

Zelitch I. (1971) Photosynthesis, photorespiration, and plant productivity. Acad. Press, New York-London: 247 p.

Zelitch I. (1975) Improving the efficiency of photosynthesis. Science **188:** 626-633.

Zelitch I. (1992) Control of plant productivity by regulation of photorespiration. BioScience **42:** 510-516.

J.A. Aliyev, R.S. Mirzoyev

Photosynthesis and Productivity of Soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]

The peculiarities of leaf carbon dioxide gas exchange in soybean genotypes grown in field over a large area and contrasting in duration of vegetation, photosynthetic traits and productivity were studied. Varietal differences in the daily and ontogenetic changes in photosynthesis and photorespiration were identified. It was established that the period of the high activity of photosynthetic apparatus in high productive soybean genotypes lasts for a longer time. The photosynthetic rate and the rate of CO_2 release in light due to photorespiration are higher in high productive genotypes. The magnitude of photorespiration in contrast soybean genotypes constitutes about 28-35% of photosynthetic rate. The ratio between true photosynthesis and photorespiration in genotypes with different productivity is constant enough during ontogenesis, indicating a direct positive correlation between true photosynthesis and photorespiration.

C.Ə. Əliyev, R.S. Mirzəyev

Soyanın [*Glycine max* (L.) Merr.] Fotosintezi və Məhsuldarlığı

Tarlada böyük sahədə yetişdirilən, vegetasiyanın davametmə müddətinə, fotosintez göstəricilərinə və məhsuldarlığına görə kontrast olan soya genotiplərinin yarpaqlarının karbon qazı mübadiləsinin xüsusiyyətləri öyrənilmişdir. Fotosintez və fototənəffüsün sutka ərzində və ontogenezin gedişində sortlar arası fərqlər aşkar olunmuşdur. Müəyyən edilmişdir ki, yüksək məhsuldar soya genotiplərinin fotosintetik aparatının aktiv fəaliyyət dövrü daha uzun müddət davam edir. Fotosintezin intensivliyi və fototənəffüs hesabına işıqda karbon qazının ayrılma sürəti yüksək məhsuldar genotiplərdə çoxdur. Kontrast soya genotiplərində fototənəffüsün qiyməti fotosintezin intensivliyinin 28-35%-ni təşkil edir. Müxtəlif məhsuldarlığa malik genotiplərdə xalis fotosintezin fototənəffüsə nisbəti ontogenez zamanı kifayət qədər sabit qalır ki, bu da xalis fotosintezlə fototənəffüs arasında birbaşa müsbət korrelyasiyanın olmasını göstərir.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 75-87 (2011)

Бикарбонат и Функционирование Фотосистемы II[1]

Я.М. Фейзиев
Институт Ботаники Национальной Академии Наук Азербайджана, Баку AZ1073, Патамдартское шоссе 40, E-mail: feyziyev-y@botany-az.org

Изучена роль ионов бикарбоната (HCO_3^-) в функционировании фотосистемы II (ФСII). Выяснено, что бикарбонат так же, как и формиат (HCO_2^-), являющийся его антогонистом, аналогичным образом действует на переменную флуоресценцию хлорофилла ФСII. Однако, при их совместном действии выход переменной флуоресценции не увеличивается, а напротив, снижается до уровня, наблюдаемого при действии только ионов HCO_3^-. Было выявлено, что ионы формиата ингибируют индукцию мультилинейного сигнала ЭПР состояния S_2 (g = 2.00) фотосистемы II и почти в равном количестве стимулируют образование сигнала ЭПР (g = 1.82), свойственного акцепторному комплексу $Q_A^{\bullet-}Fe^{2+}$. Присутствие формиата снижает также выход кислорода и вызывает световую индукцию радикала тирозина $Y_Z^{\bullet}$. Однако, предполагается, что ингибирование донорной части ФСII является независимым и не связано с замещением бикарбоната ионами формиата. Полученные результаты дают основание считать акцепторную сторону ФСII центром конкуренции HCO_3^-/HCO_2^-. На основе анализа полученных данных допущено, что бикарбонат, связываясь с акцепторной стороной ФСII, замедляет перенос электрона между пластохинонами Q_A и Q_B.

Ключевые слова: *бикарбонат, формиат, фотосинтез, фотосистема II, перенос электрона*

ВВЕДЕНИЕ

Фотосистема II является важнейшим звеном цепи переноса электрона кислородвыделяющих фотосинтезирующих организмов – растений, водорослей и цианобактерий, катализирующим образование молекулярного кислорода с использованием энергии поглощенного кванта света. Согласно данным кристаллографических исследований, она представляет собой гомодимер, имеющий симметрию вращения второго порядка (Zouni et al., 2001; Kamiya and Shen, 2003; Ferreira et al., 2004; Loll et al., 2005). Фотохимическое ядро мономера ФСII включает полипептиды PsbA и PsbD (обозначаемые как D_1 и D_2), которые вместе содержат электронные кофакторы, такие как первичный донор электрона P_{680} (мультимер хлорофилла *a*), тирозины Y_Z (D_1-Y^{161}) и Y_D (D_2-Y^{161}), акцепторы электрона феофитин (Phe) и пластохиноны Q_A и Q_B вместе со связанным с ними негемовым железом (Debus, 1992; Barber, 2003; 2006).

Поглощение кванта света фотосистемой II вызывает перенос электрона от синглетно-возбужденного первичного донора электрона P_{680} (P_{680}*) на молекулу феофитина (D_1-Phe) и образование ион-радикальной пары [$P_{680}^{\bullet+}Phe^{\bullet-}$] в реакционном центре (РЦ). Электрон от $Phe^{\bullet-}$ далее последовательно переносится на пластохиноны Q_A и Q_B и в конечном итоге в пул пластохинолов (PQH_2), выполняющий роль резервуара для электронов, поступающих от фотосистемы II. Первичный донор электрона, потерявший электрон во время фотореакции ($P_{680}^{\bullet+}$), является сильным окислителем и сам восстанавливается, получив электрон от тирозина Y_Z, который, в свою очередь, восстанавливается в результате переноса электрона из кластера Ca-4Mn, служащего каталитическим центром окисления воды[2] (Debus, 1992; Diner and Babcock, 1996). Конечным результатом действия ФСII является окисление воды и высвобождение молекулярного кислорода в атмосферу и протонов в люмен тилакоидной мембраны.

Во время осуществления окисления воды комплекс ФСII в целом проходит через ряд ступеней S_0-S_4 редокс цикла S, согласно которому молекулярный кислород образуется на заключительной стадии S_4-[S_4]-S_0. Положительные заряды, продуцируемые в S-цикле, накапливаются в кластере Ca-4Mn (Debus, 1992). Кластер Ca-4Mn связан с тирозином Y_Z и стабилизируется тремя периферийными полипептидами PsbO, PsbP и PsbQ кодируемыми ядерным геномом растений (Seidler, 1996).

---

[1]Часть представленного материала была опубликована ранее (Feyziev et al., 2000) однако из-за необходимости реинтерпретации этих данных в свете последних успехов, достигнутых в исследованиях ФСII, мы сочли нужным дополнить их новыми результатами собственных исследований и включать в настоящую статью.

[2]В действительности каталитической единицей окисляющей воды является сам суперкомплекс ФСII в целом, которого можно приравнивать мультисубъединичному энзиму, имеющего в активном центре кластер Ca-4Mn.

Фотосистема II для нормальной функции нуждается в ионах бикарбоната (HCO_3^-) (Blubaugh and Govindjee, 1988; Govindjee and van Rensen, 1978; 1993; Stemler, 1982; van Rensen et al., 1999). Удаление бикарбоната вызывает нарушение свето-индуцированного переноса электрона в ФСII, что отражается на процессах, происходящих как в ее РЦ, так и в каталитическом центре окисления воды. Перенос электрона в ФСII, ингибированный вследствие удаления HCO_3^-, в случае, если эти реакции не были подвергнуты действию другого повреждающего фактора, вновь может восстанавливаться при его добавлении.

В работах, проведенных на ранних этапах исследования, выдвигалось предположение, что функция бикарбоната в ФСII заключается в участии в процессах, приводящих к выделению кислорода (Metzner, 1978; Stemler, 1980; Stemler et al., 1974; Stemler and Govindjee, 1973). Однако исследованиями, проведенными позже, было выявлено участие электрон-акцепторного комплекса Q_A-Fe^{2+} в связывании HCO_3^- (Govindjee and van Rensen, 1978; 1993; Blubaugh and Govindjee, 1988; Eaton-Rye and Govinjee, 1988a; 1988b; Jursinic and Stemler, 1982; 1984), что могло иметь существенное значение для контроля и регуляции активности фотосистемы II, а в качестве высокоаффинного сайта для связывания бикарбоната был предложен Fe^{2+} (Deligiannakis et al., 1994; Diner and Petrouleas, 1990; Hienerwadel and Berthomieu, 1995; Petrouleas et al., 1994; Petrouleas and Diner, 1990).

В этих работах при исследовании роли бикарбоната часто использовали его антагонист – формиат (HCO_2^-) для вытеснения его из места связывания. При этом предполагалось, что фотосистема II в присутствии ионов HCO_3^- осуществляет нормальный перенос электрона между пластохинонами $Q_A^{\bullet-}$ и Q_B, в то время, как формиат, имея близкую химическую структуру с бикарбонатом, в конкуренции с ним за связывание с Q_A-Fe^{2+}, замедляет перенос электрона между $Q_A^{\bullet-}$ и Q_B.

Начиная с середины 1990-х годов, вопрос о необходимости ионов HCO_3^- для переноса электрона на донорной стороне ФСII был выдвинут на передний план (Klimov et al., 1995a; 1995b; 1997; Wincencjusz et al., 1996; Yruela et al., 1998). В упомянутых работах функцией бикарбоната считалось облегчение им связывания свободного марганца (Mn^{2+}) фотосистемой II, поскольку в препаратах, лишенных кластера Ca-4Mn, добавление HCO_3^- стимулировало донирование экзогенного Mn^{2+} на РЦ. Результаты этих экспериментов дали основание предположить, что донорная сторона ФСII, скорее всего, кластер Ca-4Mn также обладает высокой аффинностью для связывания бикарбоната. Одновременно были предложены и другие модели, предполагающие возможную роль HCO_3^- в качестве субстрата вместо воды или вхождение бикарбоната в неорганическое ядро каталитического центра окисления воды в качестве необходимой компоненты на раннем этапе эволюции кислородвыделяющего фотосинтеза (Dismukes et al., 2001; Baranov et al., 2004).

Для внесения ясности в вышеуказанные разногласия, нами тоже сделана попытка исследования роли бикарбоната в реакциях фотосистемы II. Результаты, представленные в настоящей работе, дают основание предполагать, что место связывания HCO_3^- находится на акцепторной стороне фотосистемы II.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Мембранные фрагменты фотосистемы II, солюбилизированные с помощью детергента Triton X-100 выделяли согласно BBY методике (Berthold et al., 1981) с некоторыми модификациями (Wölker et al., 1984). Конечный осадок полученных мембранных фрагментов ресуспендировали в буферном растворе, содержащем 50 мМ MES-NaOH (pH 6,1), 15 мМ NaCl, 400 мМ сахарозы и 3 мМ $MgCl_2$, и хранили в жидком азоте.

Для обработки формиатом, мембраны фотосистемы II размораживали при температуре 2°C и промывали путем ресуспендирования в буферном растворе 50 мМ MES-NaOH (pH 6.1), 5 мМ NaCl, 5 мМ $CaCl_2$, 300 мМ сахарозы и 1 мМ EDTA и центрифугирования при 30000×g в течение 20 мин. Далее осадок мембран промывали дважды с помощью ресуспендирования в том же буфере, дополнительно содержащем формиат натрия в разных концентрациях, начиная от 0,025 мМ до 500 мМ, и центрифугирования при 30000×g в течение 20 мин. С целью получения максимального значения мультилинейного сигнала электронного парамагнитного резонанса (ЭПР) S_2 состояния (сигнал ML-S_2) перед последней промывкой к буферным растворам был добавлен 3% (v/v) метанол.

Конечный осадок мембран фотосистемы II, предназначенный для измерения спектров ЭПР, при концентрации хлорофилла (Хл), равной 20 мг/мл, переносили в кварцевые пробирки с внутренним диаметром 4 мм. Состояние S_1 фотосистемы II стабилизировали инкубированием образцов в темноте при температуре 4°C в течение одного часа. Мультилинейный сигнал S_2-состояния индуцировали освещением образцов

в течение 10 мин при температуре 200 K белым светом от лампы накаливания (500 Вт), пропущенным через тепловой фильтр.

Образцы, предназначенные для измерения выхода кислорода и флуоресценции, брали из конечного осадка мембран и ресуспендировали в буферных растворах, в которых проводилась последняя промывка препаратов (с исключением MeOH), до конечной концентрации Хл, равной 3 мг/мл, и хранили в жидком азоте.

Удаление CO_2 из буферной среды осуществляли двумя путями: либо продуванием среды воздухом, лишенным CO_2 (пропусканием воздуха через колонку, наполненную 40% раствором NaOH), либо кипячением и быстрым охлаждением раствора и последующим хранением его в герметичных условиях.

Измерения спектров ЭПР осуществляли на спектрометре Bruker ESR-300 (X-диапазон). Детали измерения ЭПР приводятся при описании экспериментальных результатов.

Величину и кинетику светоиндуцированных изменений флуоресценции и замедленного излучения Хл измеряли в однолучевом оптическом спектрометре, собранном в лабораторных условиях.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Спектры ЭПР S_2-состояния. Известно, что освещение кислород-выделяющих мембран фотосистемы II при температуре 200 K приводит к образованию S_2-состояния, стабильного в условиях криогенных температур. Это состояние характеризуется сигналами ЭПР двух типов: мультилинейным сигналом с центром при g = 2.0 и широким синглетным сигналом с центром при g = 4.1 (Casey and Sauer, 1984; Dismukes and Siderer, 1981; Zimmermann and Rutherford, 1984). Спектры ЭПР S_2-состояния ФСII, полученные в присутствии разных концентраций ионов HCO_2^-, показаны на рис. 1. Представленные спектры состоят, по меньшей мере, из 18 хорошо разрешенных линий (*a-e*), приписываемых основному состоянию (S=1/2) тетрамера Mn. В образце, не содержащем MeOH, кроме сигнала ML-S_2 индуцировался сигнал при g = 4.1 (*e*), относящийся к спиновому состоянию 5/2 кластера Ca-4Mn. Образование сигнала с g = 4.1 кластера Ca-4Mn предотвращалось в присутствии MeOH (~3%) (*a*).

В образцах, обработанных формиатом вплоть до концентрации 10 мМ, не проявились видимые изменения в мультилинейном спектре S_2-состояния (*b*). Однако значительное ингибирование сигнала ML-S_2 происходило в образцах, обработанных высокими концентрациями (>10 мМ) формиата. На рис. 1 изображены спектры, полученные при концентрациях HCO_2^-, равных 100 (*c*) и 250 мМ (*d*), соответственно. Ингибирование сигнала ML-S_2 происходило значительно быстрее при концентрациях формиата между 10 мМ и 100 мМ и постепенно замедлялось при концентрациях HCO_2^- выше, чем 100 мМ. В образцах, обработанных 250 и 500 мМ формиатом, интенсивности остаточного сигнала ML-S_2 были почти одинаковы и составляли приблизительно 25±15% от интенсивности сигнала, обнаруженного в контрольном препарате. В присутствии формиата не наблюдались изменения величины сверхтонкого расщепления в спектрах сигнала ML-S_2, что может свидетельствовать о возможной принадлежности остаточного сигнала к неингибированным центрам.

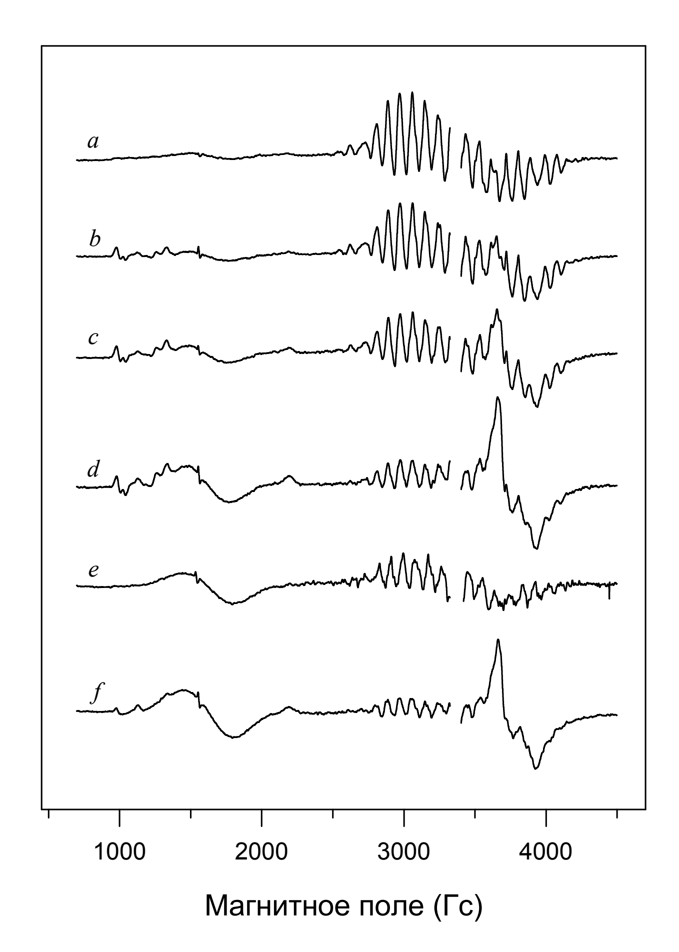


Рис. 1. Спектры ЭПР S_2-состояния ФСII в присутствии 10 мМ (*c*) и 250 мМ (*d*, *f*) формиата, в присутствии 3% метанола (*a-d*) и без метанола (*e*, *f*). Все спектры нормализованы в соответствии с сигналом радикала тирозина $Y_D^{\bullet}$ (измеренного при мощности микроволнового излучения 0,8 мкВт и модуляции амплитуды магнитного поля 3,2 Гс), являющимся внутренним стандартом ФСII. Параметры, установленные при измерении: частота и мощность микроволнового излучения 9,42 *г*Гц и 3,2 мВт, соответственно; амплитуда модуляции магнитного поля 10 Гс; температура 6 K.

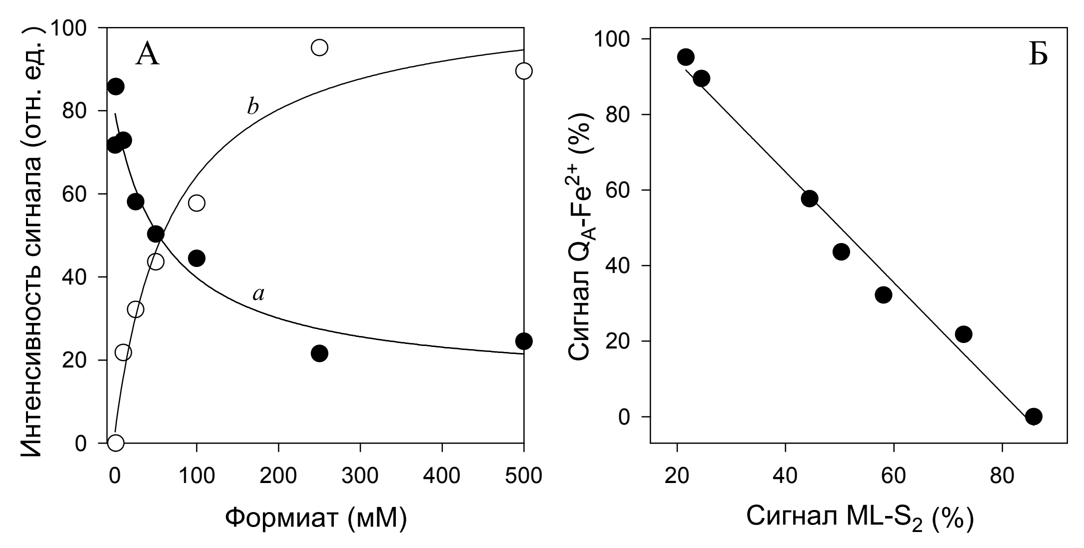


Рис. 2. (А) Зависимость интенсивности сигналов ЭПР ML-S_2 (*a*) и $Q_A^{\bullet-}Fe^{2+}$ (*b*) от концентрации ионов формиата в мембранах ФСII. (В) Корреляция снижения интенсивности сигнала ML-S_2 и роста интенсивности HCO_2^--индуцированного сигнала $Q_A^{\bullet-}$-Fe^{2+}.

Второй сигнал S_2-состояния фотосистемы II, обнаруживаемый в позиции g = 4.1, постепенно возрастал с увеличением концентраций HCO_2^-. При концентрации формиата выше, чем 100 мМ, в присутствии 3% MeOH, в спектре (*d*) наблюдалось заметное увеличение интенсивности сигнала g = 4.1. При этом интенсивность сигнала g = 4.1 состояния S_2 была сравнима с интенсивностью этого же сигнала, обнаруженного в спектре контрольного образца (*e*) без MeOH. С ростом концентрации формиата вплоть до 250 мМ интенсивность сигнала g = 4.1 увеличивалась, в то же время, как отмечалось выше, интенсивность сигнала ML-S_2 уменьшалась. Следует отметить, что действие ионов формиата на сигнал ML-S_2 исчезало после промывания формиат-обработанных мембран буферным раствором, несодержащем ионы HCO_2^-.

Спектры ЭПР комплекса $Q_A^{\bullet-}$-Fe^{2+}. В фотосистеме II в присутствии формиата под действием света индуцируется сигнал ЭПР при g = 1.82, приписываемый восстановленному состоянию акцепторного комплекса Q_A-Fe^{2+} ($Q_A^{\bullet-}$-Fe^{2+}) (Vermaas and Rutherford, 1984; Rutherford and Zimmermann, 1984). В экспериментах, проведенных нами, в контрольных образцах при мощностях микроволнового излучения 3,2 мВт сигнал $Q_A^{\bullet-}$-Fe^{2+} в области g = 1.82 не обнаруживался. Однако в формиат-обработанных препаратах (при концентрации HCO_2^- больше, чем 10 мМ), освещенных при температуре 200 K, сигнал $Q_A^{\bullet-}$-Fe^{2+} получал развитие и его рост сопутствовал уменьшению интенсивности мультилинейного сигнала S_2-состояния (Рис. 1, *c*, *d*). Сигнал ЭПР комплекса $Q_A^{\bullet-}$-Fe^{2+} возрастал с увеличением концентрации HCO_2^- и достигал насыщения при концентрации 250 мМ.

Зависимость уменьшения интенсивности сигнала ML-S_2 и увеличения сигнала $Q_A^{\bullet-}$-Fe^{2+} от концентрации формиата показаны на рис. 2 (панель А), который демонстрирует стехиометричную пропорциональность их зависимостей от концентрации формиата (панель В). Такая корреляция сигналов EPR (сигналы ML-S_2 и $Q_A^{\bullet-}$-Fe^{2+}) может указывать на то, что ионы HCO_2^- замедляют перенос электрона в донорной и акцепторной частях фотосистемы II.

Сигнал ЭПР тирозина $Y_Z^{\bullet}$. Сигнал окисленного тирозина $Y_Z^{\bullet}$ измеряли при температуре 77 K. Радикал тирозина $Y_Z^{\bullet}$ был захвачен освещением формиат-обработанных образцов при температуре 253 K в течение 1 мин и быстрым замораживанием их в жидком азоте (Kodera et al., 1995). На рис. 3 демонстрируется появление сигнала EPR радикала тирозина $Y_Z^{\bullet}$, захваченного во время освещения образца в присутствии 250 мМ формиата. Спектр *a* показывает сигнал тирозина $Y_D^{\bullet}$, зарегистрированный в образцах, инкубированных в темноте, в то время как спектр *b* представляет свето-индуцированный сигнал, в котором радикалы тирозина $Y_D^{\bullet}$ и $Y_Z^{\bullet}$ были зарегистрированы вместе. Разностный спектр (*c*) соответствует сигналу окисленного тирозина $Y_Z^{\bullet}$, который может свидетельствовать о замедлении донирования электрона от кластера Ca-$(Mn)_4$ в присутствии ионов формиата. Интенсивность сигнала радикала $Y_Z^{\bullet}$, захваченного освещением, составляла приблизительно 50% от сигнала окисленного тирозина $Y_D^{\bullet}$, что количественно почти составляет стехиометрию с уменьшением интенсивности мультилинейного сигнала S_2 состояния.

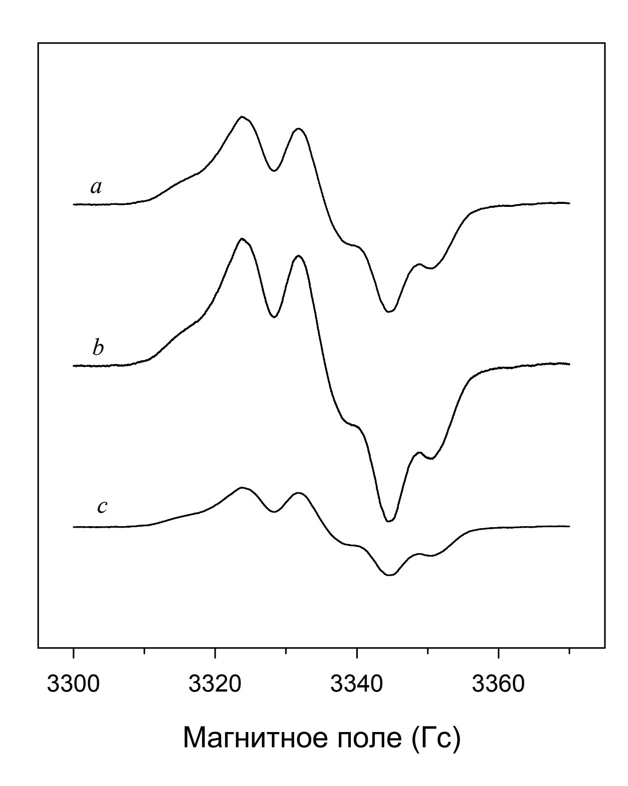


Рис. 3. Индуцирование сигнала ЭПР тирозина $Y_Z^\bullet$ в препаратах ФСII в присутствии 250 мМ формиата при pH 6,0. Освещение в течение 1 мин при температуре 253 K и быстрое замораживание образца (*b*) вызывают индукцию сигнала $Y_Z^\bullet$ (*c*), имеющего интенсивность, равную ~50% от сигнала $Y_D^\bullet$ (*a*). Параметры, установленные при измерении: частота и мощность микроволнового излучения 9,32 *г*Гц и 12,5 мкВт, соответственно; амплитуда модуляции магнитного поля 3,2 Гс; температура 77 K.

Выделение кислорода фотосистемой II. Мембраны ФСII, обработанные формиатом по схеме, аналогичной использованной для приготовления образцов для проведения измерения ЭПР, ресуспендировали в таком же буфере, использованном для обработки, после чего проводили измерения выхода кислорода. Полученные результаты продемонстрированы на рис. 4, который свидетельствует о том, что ионы HCO_2^- при концентрациях меньше, чем 1 мМ, не вызывали заметного изменения в скорости выделения O_2 (кривая *a*). Эффективное ингибирование O_2-выделяющей активности ФСII проявлялось при концентрациях формиата больше, чем 5 мМ, а 50%-е ингибирование достигалось в присутствии 40-50 мМ формиата. Такое резкое ингибирование происходило вплоть до концентрации HCO_2^- равной 100 мМ, после чего, в пределах концентрации формиата 100-500 мМ, следовало медленное уменьшение выхода O_2 вплоть до 20%. Эти результаты находятся в согласии с данными, полученными при измерении ингибирования сигнала ML-S_2 и образования сигнала $Q_A^{\bullet-}$-Fe^{2+}.

Ингибирующее действие ионов HCO_2^- на выход кислорода тоже имело обратимый характер. После промывания препаратов ФСII, подвергнутых обработке ионами HCO_2^-, в среде не содержащей формиат, выделение кислорода восстанавливалось почти полностью до значения более чем 90% (кривая *b*) величины выделения O_2, свойственного контрольному образцу. Ссылаясь на эти результаты, можно заключить, что ингибирование выделения кислорода может быть вызвано замедлением переноса электрона из-за связывания формиата с ФСII, равновероятно, в ее донорной или акцепторной сторонах.

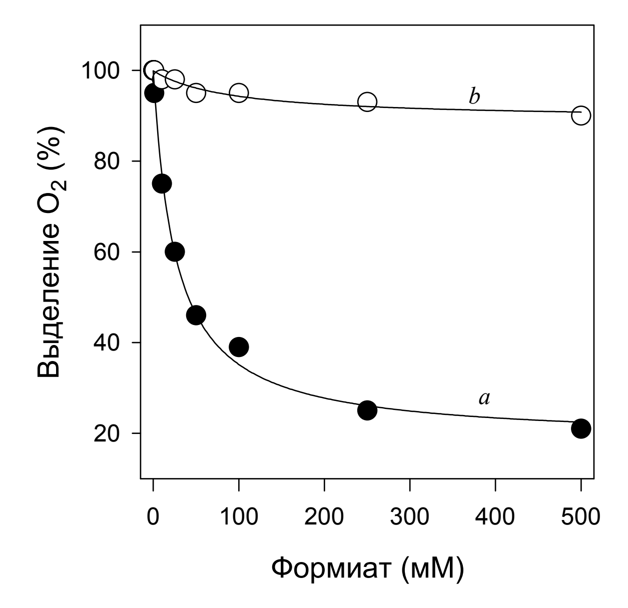


Рис. 4. Зависимость выхода O_2 от концентрации формиата в препаратах ФСII. После обработки мембраны ресуспендировались в тех же буферных растворах, которые содержали различные концентрации формиата (*a*) и в буфере, не содержащем формиат (*b*). Среда измерения содержала 50 мМ MES-NaOH (pH 6,1), 300 мМ сахарозы, 5 мМ NaCl, 5 мМ $CaCl_2$, 1мМ EDTA и 3% MeOH. В качестве акцептора электрона использовался P*p*BQ (200 мкМ, растворенный в DMSO). У контрольных образцов скорость выделения O_2 была равна 400±20 мкМоль O_2(мг Хл)$^{-1}$ч$^{-1}$. Измерения проводили при температуре 25°C при непрерывном освещении насыщающим светом, пропущенным через стеклянный светофильтр R50 (λ>650 нм, Toshiba).

Выход свето-индуцированной флуоресценции хлорофилла. Изменение окислительно-восстановительного состояния электронных кофакторов (например Pheo или Q_A) фотосистемы II вызывает изменение квантового выхода флуоресценции хлорофилла (Рис. 5, *a*) от уровня F_0 (когда Q_A не заряжена), называемой "быстрой" или "постоянной" флуоресценцией, до максимального уровня F_M (когда происходит свето-индуцированное или химическое восстановление Q_A).

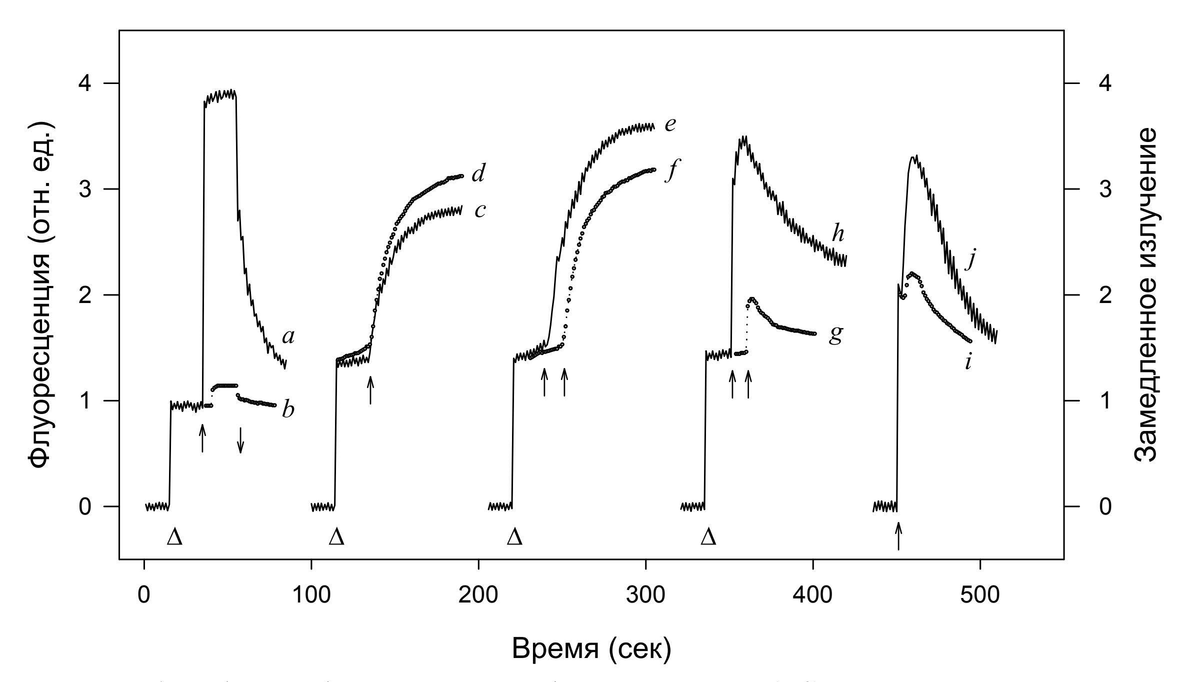


Рис. 5. Действие бикарбоната и формиата на выход флуоресценции Хл (*a-h*) и замедленное излучение света (*i, j*) у необработанных (*a, c*) и лишенных кластера Ca-$(Mn)_4$ (*b, g-j*) препаратов ФСII в отсутствие (*c*) и в присутствии 5 мМ HCO_3^- (*d*), в присутствии 20 мМ HCO_2^- (*e*) и 20 мМ HCO_2^- плюс 5 мМ HCO_3^- (*f*), в присутствии 4 Mn/РЦ (*g, i*) и 4 Mn/РЦ плюс 5 мМ HCO_3^- (*h, j*), измеренных при значении pH 6,3. Для возбуждения флуоресценции был использован слабый (0,05 Вт/м^2) измерительный свет с длиной волны λ=490 нм. Интенсивность действующего (λ>650 нм) света, вызывающего фотохимическую реакцию в ФСII, была равна 200 Вт/м^2 (1, 2, 7-10) и 50 Вт/м^2 (*c-f*). Концентрация Хл равна 10 мкг/мл. Δ – включение измерительного света; ↑(↓) – включение (выключение) действующего света.

При измерении выхода флуоресценции и замедленного излучения Хл малый объем мембран ФСII промывали ресуспендированием в HCO_3^--обедненном буферном растворе (50 мМ MES-NaOH (pH 6,1) и 35 мМ NaCl) и центрифугированием при 30000×g в течение 20 мин. Осадок мембран вновь ресуспендировали в том же буферном растворе до конечной концентрации Хл, равной 3 мг/мл, и выдерживали в темноте на льду в герметичном сосуде. Непосредственно перед измерением 10 мкл суспензии мембран ФСII разбавляли до 3 мл добавлением измерительной среды (конечная концентрация Хл была равна 10 мкг/мл), содержащей либо HCO_2^- и HCO_3^- (в отдельности или совместно), либо обедненной HCO_3^- (контроль).

Изменения выхода флуоресценции Хл, вызванные восстановлением пластохинона Q_A в результате свето-индуцированного переноса электрона в фотосистеме II, в присутствии и в отсутствие ионов HCO_3^- или HCO_2^-, показаны на рис. 5. Добавление экзогенного HCO_3^- (5 мМ) к мембранам ФСII, предварительно очищенным от ионов бикарбоната, приводило к увеличению переменной флуоресценции Хл (*c, d*). В присутствии ионов HCO_2^- (20 мМ) также происходило увеличение переменной флуоресценции Хл таким же образом (*e*), как это происходило в присутствии ионов HCO_3^-. При этом слабое увеличение флуоресценции происходило также на уровне F_0 под действием слабого измерительного света (*e*). Такое поведение выхода флуоресценции Хл в присутствии ионов HCO_2^- или HCO_3^- свидетельствует о действии этих ионов через акцепторную цепь фотосистемы II. Однако при этом совместное добавление HCO_2^- (20 мМ) и HCO_3^- (5 мМ) не выявляло аддитивного действия. Напротив, добавление 5 мМ HCO_3^- в присутствии 20 мМ HCO_2^- снижало выход переменной флуоресценции Хл почти до уровня, наблюдаемого в присутствии только одного HCO_3^- (*f*), что свидетельствует о вытеснении ионов HCO_2^- из места связывания значительно малыми концентрациями ионов бикарбоната.

Действие ионов HCO_2^- и HCO_3^- в отдельности и их совместное действие на выход переменной флуоресценции Хл было исследовано в диапазоне значений pH между 5,9 и 7,5 и демонстрируется на рис. 6. Как показывают эти полученные зависимости, значительное действие добавленных HCO_2^- и HCO_3^- на переменную флуоресценцию Хл наблюдалось при значениях pH<7,0 (HCO_3^--обедненный буферный раствор), в то время как при значениях pH>7,0 (HCO_3^--обогащенный буферный раствор) существенных воздействий экзогенного HCO_3^- и

HCO_2^- обнаружено не было.

В мембранах фотосистемы II, лишенных кластера Ca-$(Mn)_4$, обратное восстановление переноса электрона с помощью экзогенного Mn требует также присутствия ионов HCO_3^-. В HCO_3^--обедненной среде или в среде со значением pH < 6.5 перенос электрона в ФСII, исследуемый с помощью измерения переменной флуоресценции Хл, восстанавливался при добавлении 3-5 Mn^{2+}/РЦ в присутствии 5 мМ HCO_3^- (*g*), о чем неоднократно сообщалось в различных публикациях (Klimov et al., 1995a; 1995b; 1997) и что интерпретировалось как участие бикарбоната в облегчении связывания Mn^{2+} и переноса электрона на донорной стороне. Надо отметить, что такого роста переменной флуоресценции Хл не происходило в присутствии ионов HCO_2^- и Mn^{2+}, что еще раз указывает на наличие формиат-зависимого участка ингибирования в донорной части фотосистемы II.

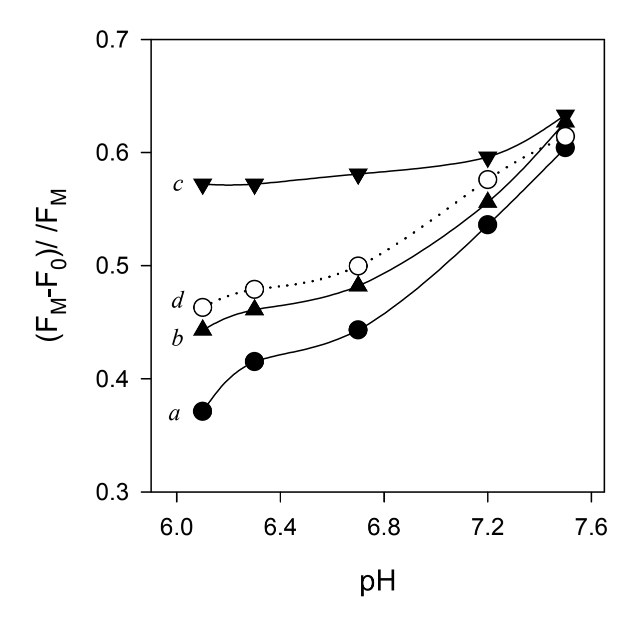


Рис. 6. Зависимость активности ФСII от значения pH среды в отсутствие (*a*), в присутствии 5 мМ HCO_3^- (*b, d*) и в присутствии 20 мМ HCO_2^- (*c, d*).

Замедленное излучение хлорофилла. В работе также было исследовано замедленное излучение (ЗИ) света, испускаемого хлорофиллом ФСII в результате рекомбинации ион-радикальной пары [$P_{680}^{\bullet+}Q_A^{\bullet-}$]. Интенсивность и кинетика этого свечения в нативной ФСII во многом определяется реакциями равновесия на ее донорной и акцепторной стороне. Отметим, что интенсивность замедленного излучения Хл высока, когда ФСII перед действием возбуждающего света находится в состоянии $P_{680}Q_A$ (обычно установленное в темноте), в то время как состояние $P_{680}^{\bullet+}Q_A$ или $P_{680}Q_A^{\bullet-}$ не является благоприятным для индукции этого свечения. Другими словами, для индукции высокого выхода замедленного излучения Хл требуется эффективный механизм, обеспечивающий быстрое донирование на $P_{680}^{\bullet+}$ и окисление пластохинона $Q_A^{\bullet-}$.

В мембранах фотосистемы II, лишенных кластера Ca-4Mn, в отсутствие бикарбоната экзогенный Mn^{2+} (1-8 Mn^{2+}/РЦ) вызывал несущественное изменение интенсивности замедленного излучения (Рис. 5, *i*), что может свидетельствовать или о слабом донировании электрона на $P_{680}^{\bullet+}$ (накопление $P_{680}^{\bullet+}Q_A$), или о сильном донировании и накоплении состояния $P_{680}Q_A^{\bullet-}$ в реакционных центрах. Однако, как становится ясным из вышесказанного, добавление только одного Mn^{2+} не способствует переносу электрона в ФСII с высокой интенсивностью, что отражается на величине переменной флуоресценции Хл, которая, в свою очередь, связана с накоплением состояния $P_{680}Q_A^{\bullet-}$ в реакционных центрах. Однако в присутствии ионов HCO_3^- (5 мМ), добавленных вместе с экзогенным Mn^{2+}, наблюдалось значительное увеличение интенсивности замедленного излучения Хл (Рис. 5, *j*), что может объясняться блокированием цепи переноса электрона на уровне $Q_A^{\bullet-}$, вызывающем быстрый возврат электрона от $Q_A^{\bullet-}$ на $P_{680}^{\bullet+}$ и регенерацию состояния $P_{680}Q_A$ в РЦ, что, в свою очередь, является благоприятным состоянием для возникновения замедленного излучения ХЛ с высокой интенсивностью.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Значение бикарбоната для активности фотосистемы II интенсивно обсуждалось в ранних исследованиях (Blubaugh and Govindjee, 1988; Govindjee and van Rensen, 1978; 1993; Stemler, 1980; 1982; Stemler et al., 1974; Stemler and Govindjee, 1973; van Rensen et al., 1999), и даже была предложена модель окисления воды, включающая HCO_3^- в качестве медиатора (Metzner, 1978). Позднее было показано, что акцепторная сторона ФСII отвечает за связывание и функции HCO_3^- (Blubaugh and Govindjee, 1988b; Govindjee and van Rensen, 1978; 1993; Jursinic and Stemler, 1982; Jursinic et al., 1976; Stemler, 1982; van Rensen et al., 1999; Wydrzynski and Govindjee, 1975). Было сделано предположение, что бикарбонат является одним из лигандов негемового железа (Deligiannakis et al., 1994; Diner and Petrouleas, 1990; Petrouleas and Diner,1990; Hienerwadel and Berthomieu, 1995; Jursinic and Stemler, 1984; Petrouleas et al., 1994; Stemler and Jursinic, 1993) и что нормальный перенос электрона от $Q_A^{\bullet-}$ на Q_B требует

именно связывания аниона HCO_3^- с негемовым Fe. Предпологалось, что местом связывания формиата может являться негемовое Fe, расположенное между акцепторами электрона Q_A и Q_B, и его ингибирующий эффект в фотосистеме II состоит в конкурентном вытеснении HCO_3^- из места его связывания.

В исследованиях середины 1990-х годов было показано, что ингибирование переноса электрона на донорной стороне ФСII требует более низкой (меньше, чем в 1000 раз) концентрации формиата (Klimov et al., 1995a; 1995b), чем на ее акцепторной стороне (Deligiannakis et al., 1994; Petrouleas et al., 1994). Было высказано мнение, что бикарбонат, возможно, участвует в образовании функционального кластера Ca-4Mn или лигандируется и участвует в регуляции редокс свойств кластера Ca-4Mn (Baranov et al., 2004; Dasgupta et al., 2004; Dismukes et al., 2001; Klimov et al., 1995a; 1995b; 1997). Другими исследователями (Stemler and Lavergne, 1997) тоже было показано, что антагонист бикарбоната – формиат также может модифицировать стабильное в темноте S_1-состояние ФСII, что может вызывать накопление состояния S_0 с необычно высоким выходом.

Таким образом, разными группами исследователей в общей сложности были предложены два основных, и в то же время противоположных участка связывания бикарбоната, которые регулируют функции фотосистемы II. Ими являются, с одной стороны, акцепторная сторона, и с другой, донорная сторона ФСII (вероятно, кластер Ca-4Mn или его близкое окружение).

Основные результаты, полученные в нашей работе, могут суммироваться следующим образом: 1) ингибирование образования мультилинейного сигнала S_2-состояния и выделения кислорода формиатом; 2) световая индукция радикала тирозина $Y_Z^{\bullet}$ в присутствии формиата; 3) образование сигнала ЭПР в области g = 1.82, свойственной восстановленному акцепторному комплексу $Q_A^{\bullet-}$-Fe^{2+}; 4) рост выхода переменной флуоресценции Хл в присутствии экзогенных ионов HCO_3^- и HCO_2^-; 5) увеличение амплитуды миллисекундной компоненты замедленного излучения Хл в присутствии ионов HCO_3^-.

Необходимо отметить, что в использованных нами препаратах не было найдено изменений интенсивности сигнала ML-S_2, выхода кислорода и переменной флуоресценции Хл при низких концентрациях ионов формиата (<1 мМ), что противоречит результатам (Klimov et al., 1995a; 1995b), утверждаещим эффективное действие низких концентраций ионов HCO_2^- (<1 мМ) на перенос электрона на донорном участке фотосистемы II.

Представленные нами данные позволяют по-другому интерпретировать функцию бикарбоната в фотосистеме II. Более вероятным объяснением полученных данных может явиться модель, включающая один участок связывания бикарбоната и два участка связывания формиата (один из которых является местом конкуренции с бикарбонатом) в фотосистеме II.

Первым участком связывания формиата, и участком связывания бикарбоната в фотосистеме II является электрон-акцепторный комплекс Q_A-Fe^{2+}. Это связывание является конкурентным, причем аффинность связывания ионов HCO_3^- значительно выше, чем у ионов HCO_2^-, что подтверждается тем фактом, что при измерении переменной флуоресценции Хл формиат был вытеснен из места связывания более низкими концентрациями ионов бикарбоната. Одним из объяснений полученных нами результатов ингибирования сигнала ML-S_2 и выделения кислорода при высоких концентрациях HCO_2^- может являться именно связывание формиата и замещение его в акцепторной стороне ФСII бикарбонатом. Это может найти подтверждение в обнаруженных нами фактах, свидетельствующих о том, что концентрации ионов формиата (10-100 мМ), требуемые для ингибирования мультилинейного сигнала S_2-состояния и выделения кислорода, сравнимы с концентрациями ионов формиата, необходимыми для замедления переноса электрона между $Q_A^{\bullet-}$ и Q_B, найденного ранее (Deligiannakis et al., 1994; Diner and Petrouleas, 1990; Jursinic and Stemler, 1982; 1984; 1986; Petrouleas et al., 1994; Petrouleas and Diner, 1990). Редокс состояние комплекса Q_A-Fe^{2+} является одним из ключевых в переходах S-цикла ФСII, и поэтому изменение его свойств может иметь значительное влияние на распределение S-состояний. Свидетельством этого может стать линейное соотношение, полученное между увеличением сигнала $Q_A^{\bullet-}$-Fe^{2+} и уменьшением интенсивности мультилинейного сигнала S_2-состояния.

Исследования мутаций аминокислот в белках D_1 и D_2, находящихся в близком окружении Q_A-Fe^{2+}-Q_B, проведенные на зеленых водорослях *C. reinhardtii* и цианобактериях *Synechocystis* sp. PCC 6714, тоже выявили конкуренцию HCO_2^-/HCO_3^- на акцепторной стороне фотосистемы II (Cao et al., 1991; Govindjee et al., 1991; Vernotte et al., 1995). Ингибирование переноса электрона в донорной части ФСII в зависимости от изменения ее акцепторной стороны было показано также исследованиями, проведенными на D_1 мутантах *C. reinhardtii* (Xiong et al., 1998), у которых с помощью точечной мутации аргинин был замещен глутаматом (мутант D_1-R^{257}E) или

метионином (мутант D_1-$R^{257}M$). Результаты этих исследований показали низкую чувствительность полученных мутантов к формиату, определенную на основе измерения кинетики флуоресценции Хл, а также значительно низкую скорость выделения ими кислорода, что вкупе свидетельствует об ответственности акцепторной стороны ФСII в процессе конкуренции HCO_3^- /HCO_2^- в упомянутых объектах исследования.

Однако, как показано в представленных нами экспериментальных данных, формиат напрямую может взаимодействовать также с компонентами донорного участка ФСII, возможно, на уровне кластера Са-4Mn или тирозина Y_Z. Подтверждением этого может явиться ингибирование выделения O_2 фотосистемой II, сигнала ML-S_2 и образование радикала тирозина $Y_Z^•$ в присутствии формиата, который, возможно, ингибирует перенос электрона от кластера Са-4Mn на тирозин $Y_Z^•$. Индуцирование сигнала окисленного тирозина $Y_Z^•$ показывает, что перенос электрона от кластера Са-4Mn на тирозин $Y_Z^•$, возможно, замедляется в S_2 состоянии. Уменьшение интенсивности сигнала ML-S_2 может происходить из-за привязывания формиата к участку близкому к кластеру Са-4Mn, или напрямую к самому кластеру. Это может найти подтверждение в появлении сигнала g = 4.1 в присутствии ионов формиата (Рис. 1, спектры *c* и *d*) и увеличении его интенсивности с ростом концентрации HCO_2^-, что является предпосылкой для вывода о вытеснении МеОН, связанного с кластером Са-4Mn, формиатом (Force et al., 1998), и тем самым связывания ионов HCO_2^- с кластером Са-4Mn. При такой версии линейное соотношение, найденное между ростом сигнала $Q_A^{•-}$-Fe^{2+} и уменьшением интенсивности мультилинейного сигнала S_2-состояния, действительно может отражать тот факт, что константа связывания ионов формиата может оказаться почти одинаковой для донорной и акцепторной части фотосистемы II. Однако, по всей видимости, этот участок связывания ионов формиата происходит вне конкуренции с бикарбонатом, поскольку добавление ионов HCO_3^- (вплоть до 10 мМ) никак не влияло на ингибирующее действие HCO_2^-, обнаруженное в сигнале ML-S_2 (данные не показаны).

Что касается наличия высокоаффинного участка связывания ионов HCO_3^- на донорной стороне фотосистемы II, показанного в работах (Allakhverdiev et al., 1997; Baranov et al., 2004; Dismukes et al., 2001; Klimov et al., 1995a; 1995b; 1997; Wincencjusz et al., 1996) и являющегося основой для нового толкования роли бикарбоната в кислород-выделяющих фотосинтезирующих организмах, то, на наш взгляд, оно является несостоятельным. Действительно, если учитывать, что в HCO_3^--обедненной буферной среде все еще может присутствовать 3-5% бикарбоната, то при наличии высокоаффинного участка связывания может оказаться необъяснимым факт усиления переноса электрона на донорной стороне ФСII с помощью экзогенного HCO_3^-.

Необходимо отметить, что в моделях, рассматривающих Q_A-Fe^{2+} как место связывания HCO_3^-, учитывалось, что фотосистема II осуществляет нормальный перенос электрона между $Q_A^{•-}$ и Q_B в присутствии ионов HCO_3^-, в то время как при его замещении ионами формиата перенос электрона на акцепторной стороне фотосистемы II (между пластохинонами $Q_A^{•-}$ и Q_B) замедляется. Однако, при таком рассмотрении проблемы, неясным остается факт, почему присутствие бикарбоната ускоряет перенос электрона в фотосистеме II между акцепторами электрона $Q_A^{•-}$ и Q_B, в то время как формиат, имеющий химическую структуру, близкую бикарбонату, замедляет этот процесс на том же участке цепи переноса электрона.

Полученные экспериментальные результаты и их анализ позволили нам предложить новое суждение о механизме участия бикарбоната в переносе электрона на акцепторной стороне фотосистемы II: наличие бикарбоната, связанного с акцепторной стороной ФСII, не ускоряет, а наоборот, так же как и формиат, замедляет перенос электрона между акцепторами электрона $Q_A^{•-}$ и Q_B, в то время как отсутствие ионов HCO_3^- или HCO_2^- сопровождается быстрым уходом электрона от $Q_A^{•-}$ на пластохинон Q_B. Согласно данной интерпретации, относительно низкий выход переменной флуоресценции Хл, обнаруженный в отсутствие ионов бикарбоната или формиата, объясняется довольно облегченным уходом электрона от пластохинона $Q_A^{•-}$ на пластохинон Q_B и далее. Таким же образом объясняется и очень низкий выход переменной флуоресценции Хл, регистрируемый в лишенных кластера Са-4Mn мембранах ФСII в присутствии экзогенного Mn^{2+}, но в отсутствие ионов HCO_3^-. Низкая интенсивность замедленного излучения Хл в присутствии экзогенного Mn^{2+} при этом объясняется преобладением неактивного состояния $P_{680}^{•+}Q_A$ в фотосистеме II из-за быстрого ухода электрона и недостаточного накопления пластохинона $Q_A^{•-}$ в отсутствие HCO_3^-.

В присутствии ионов HCO_3^-, также как и ионов HCO_2^- перенос электрона замедляется на уровне пластохинона $Q_A^{•-}$, в результате чего в интактных мембранах ФСII растет выход переменной флуоресценции хлорофилла. В присутствии ионов HCO_3^- такое явление наблюдается и в мембранах, лишенных кластера Са-4Mn (так

же как и в присутствии экзогенного Mn^{2+}). При измерении замедленного излучения Хл в препаратах, лишенных кластера Ca-4Mn, в присутствии ионов HCO_3^- электрон, задержанный в пластохиноне $Q_A^{\bullet-}$ рекомбинирует с $P_{680}^{\bullet+}$ и вызывает образование состояния $P_{680}Q_A$, являющегося активным для индукции свечения Хл с высоким выходом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключении следует уместным отметить тот факт, что недавно проведенные исследования (Aoyama et al., 2008; Clausen et al., 2005; Hillier et al., 2006; Shevela et al., 2007; Ulas et al., 2008) также подтвердили, что кластер Ca-4Mn не может являться местом связывания бикарбоната в фотосистеме II, а сам бикарбонат не является субстратом для выделения молекулярного кислорода (Clausen et al., 2005). Более прямые подтверждения этого факта получены недавно (Shen et al., 2010) по результатам рентгеноструктурного анализа кристаллов фотосистемы II. Так как, указанные исследования проведены при разрешении < 2Å, позволяющем различать атомы в кластере Ca-4Mn, молекулы бикарбоната в нем не выявлены. Эти факты четко свидетельствует о функции бикарбоната в переносе электрона в акцепторной части ФСII, на участке Q_A-Fe^{2+}-Q_B. Результаты настоящей работы свидетельствуют о замедлении переноса электрона на участке Q_A-Fe^{2+}-Q_B при связывании бикарбоната. Поэтому считаем необходимым отметить, что в будущих исследованиях роли бикарбоната в переносе электрона дожна быть учтена специфика его участия в реакциях на акцепторной стороне фотосистемы II.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Значительная часть экспериментов проводилась в лаборатории ЭПР в университете Квансей Гакуин, Япония. Поэтому считаю своим долгом выразить искреннюю благодарность руководителю лаборатории, профессору А. Кавамори за оказанную ею материальную и теоретическую поддержку во время выполнения работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Allakhverdiev S.I., Yruela I., Picorel R., Klimov V.V. (1997) Bicarbonate is an essential constituent of the water-oxidizing complex of photosystem II. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **94:** 5050-5054.

Aoyama C., Suzuki H., Sugiura M., Noguchi T. (2008) Flash-induced FTIR difference spectroscopy shows no evidence for the structural coupling of bicarbonate to the oxygen-evolving Mn cluster in photosystem II. Biochemistry **47:** 2760-2765.

Baranov S.V., Tyryshkin A.M., Katz D., Dismukes G.C., Ananyev G.M., Klimov V.V. (2004) Bicarbonate is a *native* cofactor for assembly of the manganese cluster of the photosynthetic water oxidizing complex: Kinetics of reconstitution of O_2 evolution by photoactivation. Biochemistry **43:** 2070-2079.

Barber J. (2003) Photosystem II: The engine of life. Quart. Rev. Biophys. **36:** 71-89.

Barber J. (2006) Photosystem II: An enzyme of global significance. Biochem. Soc. Trans. 34: 619-631.

Berthold D. A., Babcock G. T., Yocum C. F. (1981) A highly resolved, oxygen-evolving photosystem II preparation from spinach thylakoid membranes. FEBS Lett. **134:** 231-234.

Blubaugh D.J., Govindjee (1988) The molecular mechanism of the bicarbonate effect at the plastoquinone reductase of photosystem II. Photosynth. Res. **19:** 85-128.

Cao J., Vermaas W.F.J., Govindjee (1991) Arginine residues in the D2 polypeptide may stabilize bicarbonate binding in photosystem II of *Synechocystis* sp. PCC 6803. Biochim. Biophys. Acta **1059:** 171-180.

Casey J.L., Sauer K. (1984) EPR detection of a cryogenically photogenerated intermediate in photosynthetic oxygen evolution. Biochim. Biophys. Acta **767:** 21-28.

Clausen J., Beckman K., Junge W., Messinger J. (2005) Evidence that bicarbonate is not the substrate in photosynthetic oxygen evolution. Plant Physiol. **139:** 1444-1450.

Dasgupta J., van Willigen R.T., Dismukes G.C. (2004) Consequence of structural and biophysical studies for the molecular mechanisms of photosynthetic oxygen evolution: Functional roles for calcium and bicarbonate. Phys. Chem. Chem. Phys. **6:** 4793-4802.

Debus R.J. (1992) The manganese and calcium ions of photosynthetic oxygen evolution. Biochim. Biophys. Acta **1102:** 269-352.

Deligiannakis Y., Petrouleas V., Diner B.A. (1994) Binding of carboxylate anions at the non-heme Fe(II) of PSII. I. Effects on the Q_A-Fe^{2+} and Q_AFe^{3+} EPR spectra and the redox properties of the iron. Biochim. Biophys. Acta **1188:** 260-270.

Diner B.A., Babcock G.T. (1996) Structure, dynamics, and energy conversion efficiency in

photosystem II. Ort D.R., Yocum, C.F. (Eds.) Oxygenic photosynthesis: The light reactions. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 213-247.

Diner B.A., Petrouleas V. (1990) Formation by NO of nitrosyl adducts of redox components of the photosystem II reaction center. II. Evidence that HCO_3^-/CO_2 binds to the acceptor-side non-heme iron. Biochim. Biophys. Acta **1015:** 141-149.

Dismukes G.C., Klimov V.V., Baranov S.V., Kozlov Y.N., DasGupta J., Tyryshkin A. (2001) The origin of atmospheric oxygen on earth: The innovation of oxygenic photosynthesis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **98:** 2170-2175.

Dismukes G.C., Siderer Y. (1981) Intermediates of a polynuclear manganese center involved in photosynthetic oxidation of water. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **78:** 274-278.

Eaton-Rye J.J., Govindjee (1988a) Electron transfer through the quinone acceptor complex of photosystem II in bicarbonate-depleted spinach thylakoid membranes as a function of actinic flash number and frequency. Biochim. Biophys. Acta **935:** 237-247.

Eaton-Rye J.J., Govindjee (1988b) Electron transfer through the quinone acceptor complex of photosystem II after one or two actinic flashes in bicarbonate-depleted spinach thylakoid membranes. Biochim. Biophys. Acta **935:** 248-257.

Ferreira K.N., Iverson T.M., Maghlaou K., Barber J., Iwata S. (2004) Architecture of the photosynthetic oxygen-evolving center. Science **303:** 1831-1838.

Feyziev Y.M., Yoneda D., Yoshii T., Katsuta N., Kawamori A., Watanabe Y. (2000) Formate-induced inhibition of the water-oxidizing complex of photosystem II studied by EPR. Biochemistry **39:** 3848-3855.

Force D.A., Randall D.W., Lorigan G.A., Britt R.D. (1998) ESEEM studies of alcohol binding to the manganese cluster of the oxygen evolving complex of Photosystem II. J. Am. Chem. Soc. **120:** 13321-13333.

Govindjee, Schwarz B., Rochaix J.-D., Strasser R.J. (1991) The herbicide-resistant D1 mutant L275F of *Chlamydomonas reinhardtii* fails to show the bicarbonate-reversible formate effect on chlorophyll *a* fluorescence transients. Photosynth. Res. **27:** 199-208.

Govindjee, van Rensen J.J.S. (1978) Bicarbonate effects on the electron flow in isolated broken chloroplasts. Biochim. Biophys. Acta **505:** 183-213.

Govindjee, van Rensen J.J.S. (1993) Photosystem II reaction centre and bicarbonate. Deisenhofer J., Norris J.R. (Eds.) Photosynthetic Reaction Center, Vol.1. San Diego: Academic Press, Inc., 357-389.

Hienerwadel R., Berthomieu C. (1995) Bicarbonate binding to the non-heme iron of photosystem II, investigated by Fourier transform infrared difference spectroscopy and ^{13}C labeled bicarbonate. Biochemistry, **34:** 16288-16297.

Hillier W., McConnell I., Badger M.R., Boussac A., Klimov V.V., Dismukes G.C., Wydrzynski T. (2006) Quantitative assessment of intrinsic carbonic anhydrase activity and the capacity for bicarbonate oxidation in photosystem II. Biochemistry **45:** 2094-2102.

Jursinic P., Stemler A. (1982) A second range component of the reoxidation of the primary photosystem II acceptor, Q: Effects of bicarbonate depletion in chloroplasts. Biochim. Biophys. Acta **681:** 419-428.

Jursinic P., Stemler A. (1984) Effect of bicarbonate depletion on secondary acceptors of photosystem II. Biochim. Biophys. Acta **764:** 170-178.

Jursinic P., Stemler A. (1986) Correlation between the binding of formate and decreased rates of charge transfer through the photosystem II quinones. Photochem. Photobiol. **43:** 205-212.

Kamiya N., Shen J.-R. (2003) Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II from *Thermosynechococcus vulcanus* at 3.7 Å resolution. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **100:** 98-103.

Klimov V.V., Allakhverdiev S.I., Baranov S.V, Feyziev Ya.M. (1995a) Effects of bicarbonate and formate on the donor side of photosystem 2. Photosynth. Res. **46:** 219-225.

Klimov V.V., Allakhverdiev S.I., Feyziev Ya.M., Baranov S.V. (1995b) Bicarbonate requirement for the donor side of photosystem II. FEBS Lett. **363:** 251-255.

Klimov V.V., Hulsebosch R.J., Allakhverdiev S.I., Wincencjusz H., van Gorkom H.J., Hoff A.J. (1997) Bicarbonate may be required for ligation of manganese in the oxygen-evolving complex of photosystem II. Biochemistry **36:** 16277-16281.

Kodera Y., Hara H., Astashkin A.V., Kawamori A. (1995) EPR study of trapped tyrosine Z^+ in Ca-depleted photosystem II. Biochim. Biophys. Acta **1232:** 43-51.

Loll B., Kern J., Saenger W., Zouni A., Biesiadka J. (2005) Towards complete cofactor arrangement in the 3.0 Å resolution structure of photosystem II. Nature **438:** 1040-1044.

Metzner H. (1978) Oxygen evolution as an energetic problem. Metzner H. (Ed.) Photosynthetic oxygen evolution. New York: Academic Press, 59-76.

Petrouleas V., Deligiannakis Y., Diner B.A.

(1994) Binding of carboxylate anions at the non-heme Fe(II) of PSII. II. Competition with bicarbonate and effects on the Q_A/Q_B electron transfer rate. Biochim. Biophys. Acta **1188:** 271-277.

Petrouleas V., Diner B.A. (1990) Formation by NO of nitrosyl adducts of redox components of the photosystem II reaction center. I. NO binds to the acceptor-side non-heme iron. Biochim. Biophys. Acta **1015:** 131-140.

Rutherford A.W., Zimmermann J.-L. (1984) A new EPR signal attributed to the primary plastosemiquinone acceptor in photosystem II. Biochim. Biophys. Acta **767:** 168-175.

Seidler A. (1996) The extrinsic polypeptides of photosystem II. Biochim. Biophys. Acta **1507:** 161-179.

Shevela D., Klimov V.V., Messinger J. (2007) Interactions of photosystem II with bicarbonate, formate and acetate. Photosynth. Res. **94:** 247-264.

Snel J.F.H., van Rensen J.J.S. (1984) Reevaluation of the role of bicarbonate and formate in the regulation of photosynthetic electron flow in broken chloroplasts. Plant Physiol. **75:** 146-150.

Stemler A. (1977) The binding of bicarbonate ions to washed chloroplast grana. Biochim. Biophys. Acta **460:** 511-522.

Stemler A. (1980) Inhibition of photosystem II by formate: Possible evidence for a direct role of bicarbonate in photosynthetic oxygen evolution. Biochim. Biophys. Acta **593:** 103-112.

Stemler A. (1982) The functional role of bicarbonate in photosynthetic light reaction II. Govindjee (Ed.) *Photosynthesis, development, carbon metabolis m, and plant productivity*, Vol. 2. New York: Academic Press, 513-539.

Stemler A., Babcock G.T., Govindjee (1974) The effect of bicarbonate on photosynthetic oxygen evolution in flashing light in chloroplast fragments. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **71:** 4679-4683.

Stemler A., Govindjee (1973) Bicarbonate ions as a critical factor in photosynthetic oxygen evolution. Plant Physiol. **52:** 119-123.

Stemler A., Lavergne J. (1997) Evidence that formate destabilizes the S_1 state of the oxygen-evolving mechanism in photosystem II. Photosynth. Res. **51:** 83-92.

Ulas G., Olask G., Brudvig G.W. (2008) Evidence against bicarbonate bound in the O_2-evolving complex of photosystem II. Biochemistry **47:** 3073-3075.

Umena Y., Kawakami K., Shen J.-R., Kamiya N. (2011) Crystal structure of oxygen evolving photosystem II at an atomic resolution of 1.9Å. Nature **473:** 55-60.

Van Rensen J.J.S., Xu C., Govindjee (1999) Role of bicarbonate in photosystem II, the water-plastoquinone oxido-reductase of plant photosynthesis. Physiol. Plant. **105:** 585-592.

Vermaas W.F.J., Rutherford A.W. (1984) EPR measurements on the effects of bicarbonate and triazine resistance on the acceptor side of photosystem II. FEBS Lett. **175:** 243-248.

Vernotte C., Briantais J.-M., Astier C., Govindjee (1995) Differential effects of formate in single and double mutants of D_1 in *Synechocystis sp*. PCC 6714. Biochim. Biophys. Acta **1229:** 296-301.

Völker M., Ono T., Inoue Y., Renger G. (1985) Effect of trypsin on the PSII particles. Correlation between Hill activity, Mn-abundance and peptide pattern. Biochim. Biophys. Acta **806:** 25-34.

Wincencjusz H., Allakhverdiev S.I., Klimov V.V., van Gorkom H.J. (1996) Bicarbonate-reversible formate inhibition at the donor side of photosystem II. Biochim. Biophys. Acta **1273:** 1-3.

Xiong J., Minagava J., Crofts A., Govindjee (1998) Loss of inhibition in newly constructed photosystem II D1 mutants, D1-R275E and D1-R257M, of *Chlamydomonas reinhardtii*. Biochim. Biophys. Acta **1365:** 473-491.

Yruela I., Allakhverdiev S., Ibarra J.V., Klimov V.V. (1998) Bicarbonate binding to the water oxidizing complex in photosystem II: A Fourier transform infrared spectroscopy study. FEBS Lett. **425:** 396-400.

Zimmermann J.-L., Rutherford A.W. (1984) EPR studies of the oxygen-evolving enzyme of photosystem II. Biochim. Biophys. Acta **767:** 160-167.

Zouni A., Witt H.-T., Kern J., Fromme P., Krauss N., Saenger W., Orth P. (2001) Crystal structure of photosystem II from *Synechococcus elongatus* at 3.8 Å resolution. Nature 409: 739-743.

Y.M. Feyziyev

Bikarbonat və Ikinci Fotosistemin Fəaliyyəti

Bikarbonat ionlarının ikinci fotosistemdə rolu formiatla (HCO_2^-) müqayisəli şəkildə öyrənilmişdir. Müəyyən edilmişdir ki, bikarbonat və quruluşca ona yaxın olan formiat ionları ikinci fotosistemdə xlorofilin dəyişən fluoressensiyasının intensivliyinin artmasına gətirir. Lakin, bu iki komponentin birgə təsiri dəyişən fluoressensiyanın intensivliyini artırmayıb, əksinə, bikarbonat ionlarının təklikdə təsiri zamanı müşahidə olunan səviyyəyə endirir. Təcrübələr göstərmişdir ki, formiat ionları ikinci fotosistemin S_2 pilləsinin zolaqlı EPR siqnalının (g = 2.00) işıqla induksiyasını inhibirləşdirir, $Q_A^{\bullet-}Fe^{2+}$ akseptor kompleksinə məxsus g = 1.82 siqnalının induksiyasını isə stimullaşdırır. Bu zaman ikinci fotosistemdə oksigen ayrılmasının inhibirləşməsi və tirozin $Y_Z^{\bullet}$ radikalının induksiyası da müşahidə edilsə də, bu hadisələrin formiatın bikarbonatla rəqabətsiz təsiri ilə baş verdiyi təklif edilmişdir. Alınmış nəticələrin analizi göstərir ki, bikarbonat suyun oksidləşmə reaksiyaları üçün zəruri komponent olmayıb, ikinci fotosistemin akseptor tərəfində fəaliyyət göstərməklə, plastoxinonlar Q_A və Q_B arasında elektron daşınmasını idarə edir.

Y.M. Feyziyev

Bicarbonate and Function of Photosytem II

The scope of this work is an identifying functional place of bicarbonate (HCO_3^-) in photosystem II. Both exogenous bicarbonate and formate (HCO_2^-) stimulate the increase of variable fluorescence of chlorophyll. However, the increase of fluorescence is not enhanced by combined action of HCO_3^- and HCO_2^-. It was found that formate inhibits the formation of the S_2 state multiline EPR signal (g = 2.00) concomitant with stimulation of the $Q_A^{\bullet-}Fe^{2+}$ signal at *g* = 1.82. Similarly to the multiline signal intensity, formate also inhibite the oxygen evolution function of PSII. The inhibitory effects of formate give the impression to the retarded electron transfer from water oxidation center to the tyrosine $Y_Z^{\bullet}$. The results suggests that the acceptor side of photosystem II is a HCO_3^--functional site, while the formate effects ascribed both the acceptor and donor side of photosystem II. Instead of earlier studies, clayming that BC can accelerate electron transfer in both acceptor and donor side of PSII, in this study the function of bicarbonate is suggested as delaying the electron flow in its acceptor side.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 88-91 (2011)

Bəzi CAM Bitkilərdə Karboanhidraza Fermentinin Fiziki-Kimyəvi Xassələri

T.Y. Orucova, Ş.M. Bayramov*, N.M. Quliyev
*AMEA Botanika İnstitutu, Badamdar şossesi, 40, Bakı AZ1073, Azərbaycan, *E-mail: biochemistry@mail.ru*

CAM bitkilərinin (*Kalanchoe daigremontiana, Sedum oppositifolium* və *Mesembryanthemum crystallinum)* yarpaqlarından ayrılan karboanhidraza (KA) fermentinin aktivliyini təyin etmək üçün optimal şərait seçilmiş və aktivliyin dəyişmə dinamikasına müxtəlif amillərin təsiri öyrənilmişdir. Bu bitkilərin yarpaqlarından ayrılmış KA-nın aktivliyi C_3- və C_4-bitkilərdən ayrılmış KA fermentinin aktivliyi ilə yaxın olmuşdur. Perkoll qradientindən istifadə etməklə KA-nın subhüceyrə lokalizasyası öyrənilmiş və CAM bitkilər üçün xarakterik olan turşuluğun sutka ərzində dəyişmə dinamikası tədqiq edilmişdir.

GİRİŞ

Ali bitkilərin təxminən 6%-i CO_2-nın assimilyasiyasını fotosintezin CAM yolu ilə həyata keçirirlər (Cushman, 2001). Metabolizmin bu yolu ilk dəfə *Crassulaceae* fəsiləsində aşkar olunduğundan metabolizm fəsilənin adına müvafiq olaraq adlandırılmışdır. CAM metabolizm üçün xarakterik olan bir neçə əsas cəhət mövcuddur. Bu bitkilərdə ağızcıqlar gecə açılır, atmosferdən tutulan karbon qazı, fosfoenolpiruvat-karboksilaza fermenti vasiəsilə fiksasiyasa olunaraq, üzvi turşular, xüsusən də malat şəkildə vakuolda toplanır (I faza). Gündüz vaxtı yüksək temperaturun təsirindən ağızcıqlar bağlanır, üzvi turşular vakuolu tərk edir, müxtəlif fermentlərin iştirakı ilə sitozolda dekarboksilləşir. Dekarboksilləşmə nəticəsində ayrılan CO_2 Kalvin tsikli fermentləri hesabına yenidən assimilyasiya olunaraq, metabolizmə qoşulur (III faza). Göründüyü kimi C_4- bitkilərdə olduğu kimi CAM bitkilərdə də CO_2 qatılaşdırıcı mexanizm mövcuddur (Lüttge, 2004).Lakin bu bitkiləri bir-birindən fərqləndirən xüsusiyyət- karboksilləşmə və dekarboksilləşmə reaksiyalarının məkan və zamana görə fərqlənməsidir. CAM metabolizmdə yuxarıda qeyd edilən iki əsas - I və III fazalar ilə yanaşı iki keçid - II və IV fazalar da mövcuddur. II faza erkən (sübh vaxtı), IV faza gecikmiş işıq perioduna (axşamçağı) təsadüf edir. Bu müddətdə ağızcıqlar çox qısa vaxt ərzində açılır və bu zaman asssimlyasiya olunan CO_2 qazı bitkinin böyümə və inkişafına sərf olunur. II və IV fazalar ətraf mühit amillərinin təsirinə qarşı daha həssasdır (Lüttge, 2004).

Ekoloji baxımdan fotosintezin CAM yolu su çatışmamazlığı şəraitinə adaptiv uygunlaşmadır. Belə ki, bu yolla fotosintez edən bitkilər əlverişsiz mühit şəraitində sudan daha effektiv istifadə edirlər (Griffiths, 1989). Yəni, gündüz vaxtı CAM bitkilərdə ağızcıqların bağlanması artıq su itkisinin qarşısını alır. Ətraf mühit şəraitindən asılı olaraq, CAM bitkilərini obliqat və fakültətiv olmaqla iki qrupa bölmək olar. Obliqat CAM bitkilər daima CAM fotosintez həyata keçirdikləri halda, fakültətiv CAM bitkilər əlverişli mühit şəraitində C_3 yolla, qeyri-əlverişli mühitdə isə CAM yolla fotosintez edirlər (Holtum, 2002). CAM metabolizmdə karbon qazının ilkin fiksasiyasında iştirak edən fosfoenolpiruvat-karboksilaza fermenti substrat kimi bikarbonatdan istifadə etdiyi üçün CO_2-nin bikarbonata çevrilməsi çox vacibdir. Bu funksiyanı isə hüceyrədə karboanhidraza (KA) fermenti yerinə yetirir. C_3- və C_4-bitkilərdə bu ferment ətraflı öyrənilsə də, CAM bitkilərdə onun haqda məlumat çox azdır. Bu baxımdan bu bitkilərdə karboandidraza fermentinin ətraflı və müqayisəli şəkildə öyrənilməsi elmi əhəmiyyət kəsb edir.

MATERİAL VƏ METODLAR

Tədqiqat obyekti olaraq, CAM bitkilərinin (*Kalanchoe daigremontiana, Sedum oppositifolium* və *Mesembryanthemum crystallinum)* yarpaqlarından istifadə olunmuşdur. *K.daigremontiana S.oppositifolium* obliqat, *M crystallinum* fakültətiv CAM bitkiləridir. Bitkilər təbii və süni iqlim şəraitində yetişdirilmişdir. Sutkalıq rejim 12 saat gündüz (26°C), 12 saat qaranlıq (18°C), foton axını 350 μmol m^{-2} s^{-1} olmuşdur. Beş həftəlik *M.crystallinum* bitkilər 7 gün müddətində tərkibində 0,4 M NaCl olan Hoagland məhlulu ilə suvarılmışdır. Bu miqdar bitkinin CAM formaya keçməsinə şərait yaradır. Yarpaqdakı turşuluğun miqdarı 1%-li fenolftalen məhlulundan indikator kimi istifadə edilməklə pH-ın neytral qiymətinə qədər 10 mM NaOH-la titirləməklə müəyyən edilmiş və bu qiymət yaş çəkiyə görə μmol H^+ g^- ilə ifadə olunmuşdur. Karboanhidraza fermentinin aktivliyi elektrometrik üsulla görə təyin edilmişdir (Wilbur and Anderson, 1948).

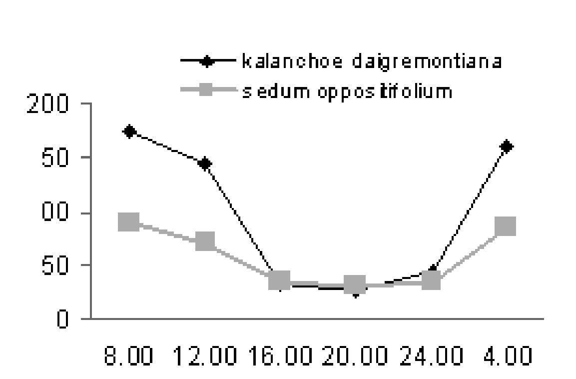
NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

CAM bitkilər uçun xarakterik olan yarpaqlarda turşuluğun sutka ərzində dəyişməsi öyrənilmişdir.

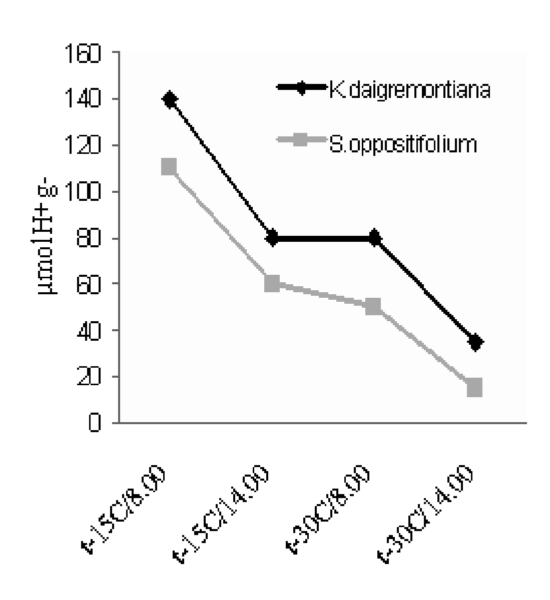
Sutkanın gecə vaxtlarinda turşuluğun miqdari artır, gündüz vaxtlarında isə turşuluq azalır. Həmçinin turşuluğun miqdarının dəyişməsi günün müxtəlif saatlarında və müxtəlif temperaturlarda öyrənilmişdir (Şək. 1 və 2).

Turşuluğun miqdarının vaxtdan və temperaturdan asılı olaraq dəyişməsi, bu bitkilərdə CAM metabolizmin baş verdiyini bir daha sübut edir.

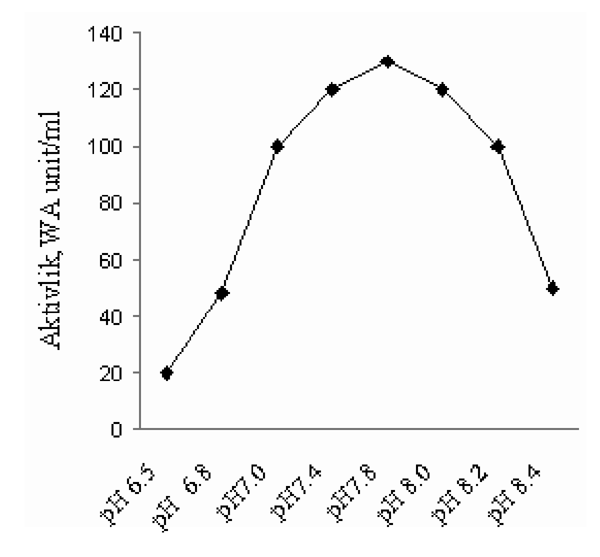
Aparılan təcrübələr nəticəsində müəyyən olunmuşdur ki, *M.crystallinum* və *S.oppositifolium-da* KA fermentinin aktivliyi pH-ın 7,2-7,8 qiymətlərində daha yüksəkdir (Şək. 3 və 4). Fermentin stabilliyi üçün SH-qruplarını reduksiya edən reagentlərdən - DTT və merkaptoetanoldan istifadə etdikdə fermentin aktivliyi daha uzun müddət stabil qalır. Bəzi nümunələrə DTT-nin sonradan əlavə edilməsi fermentin aktivliyinə heç bir təsir göstərmir. Öyrənilən CAM bitkilərdə KA fermentinin aktivliyi sutka ərzində kəskin dəyişməmişdir.



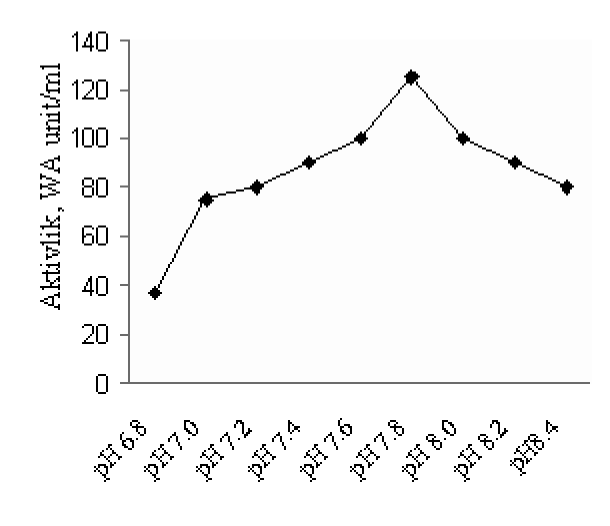
Şək. 1. *K.daigremontiana* və *S.oppositifolium* yarpaqlarında ümumi turşuluğun sutka ərzində dəyişməsi.



Şək. 2. *K.daigremontiana* və *S.oppositifolium* yarpaqlarında ümumi turşuluğun vaxtdan və ətraf mühitin temperaturundan asılı olaraq dəyişməsi.



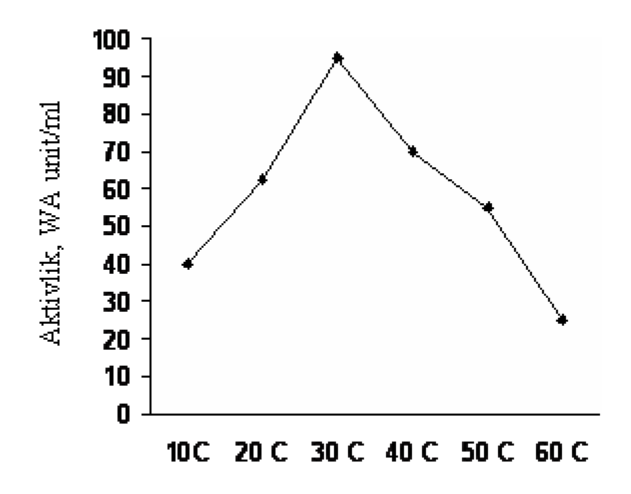
Şək. 3. *M.crystallinum yarpaqlarından* ayrılmış KA fermentinin aktivliyinin mühitin pH-dan asılılığı.



Şək. 4. *S.oppositifolium* yarpaqlarından ayrılmış KA fermentinin aktivliyinin mühitin pH-dan asılılığı.

Quraqlıq stresi və yüksək temperatur (28-30°C) şəraitində fakultətiv CAM bitkisi olan *Sedum oppositifolium* və obliqat CAM bitkisi *Kalanchoe daigremontiana* yarpaqlarında CO_2-nın ilkin assimlyasiyasında iştirak edən karboanhidraza fermentinin aktivliyinin artması müşahidə olunmuşdur. Bu da dovşankələmi bitkisində yüksək temperatur və quraqlığın təsirindən fotosintezin CAM yolunun induksiya olunduğunu göstərir. Fermentin subhüceyrə paylanmasının saxaroza qradientində sentrifuqalaşdırma üsulu ilə tədqiqi göstərmişdir ki, ferment həm sitazolda, həm də xloroplastlarda lokalizə olunmuşdur. Bu da onu deməyə imkan verir ki, KA fermenti CAM bitkilərində həm karboksilləşmə, həm də dekar boksilləşmə mərhələsində CO_2-nın fiksasiyasında iştirak edir.

Sedum oppositifolium yarpaqlarından ayrılmış KA fermentinə temperaturun təsirini öyrənmək üçün fermentin ekstraktı müxtəlif temperaturlarda 5 dəq müddətində inkubasiya edilmişdir. Alınmış nəticələr göstərmişdir ki, fermentin aktivliyi 30-35°C arasında daha yüksək olmuşdur (Şək. 5).



Şək. 5. *S.oppositifolium* yarpaqlarından ayrılmış, müxtəlif temperaturlarda inkubasiya olunmuş KA fermentinin aktivliyinin dəyişmə dinamikası.

C_3 və CAM formalı *M. crystallinum* yarpaqlarınıda KA fermentinin subhüceyrə lokalizasiyasının tədqiqi zamanı sitozol və xloroplast fraksiyaları arasında ciddi fərq olmamışdır. Hər iki tipdə fermentin total aktivliyinin 60% xloroplast, 40% isə sitozol fraksiyasında lokalizasiya olunduğu müəyyən edilmişdir (Cədvəl 1). Eləcə də *Mesembryanthemum crystallinum* yarpaqlarından ayrılmış KA fermentinin aktivliyinin müxtəlif qatılıqlı (50-500 mM) NaCl-un təsirindən dəyişmədiyi aşkar edilmişdir (Cədvəl 2). Bu da onu deməyə əsas verir ki, Na^+ və Cl^- ionları hətta yüksək qatılıqlarda fermentin aktivliyinə təsir etmir.

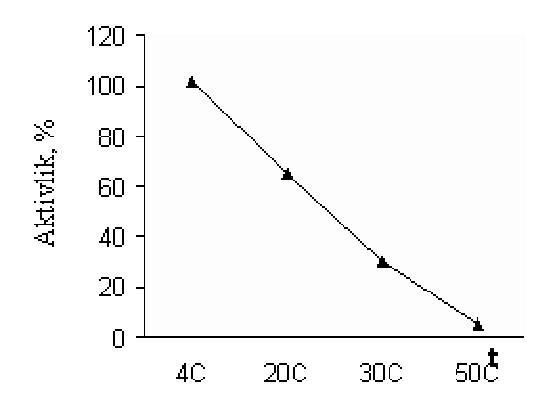
Cədvəl 1. *M.crystallinum* yarpaqlarından ayrılmış KA fermentinin subhüceyrə lokalizasiyası

M.crystallinum	fermentin lokalizasiyası %	
	Sitozol	Xloroplast
C_3 forma	37,8	62,2
CAM forma	40,0	60,0

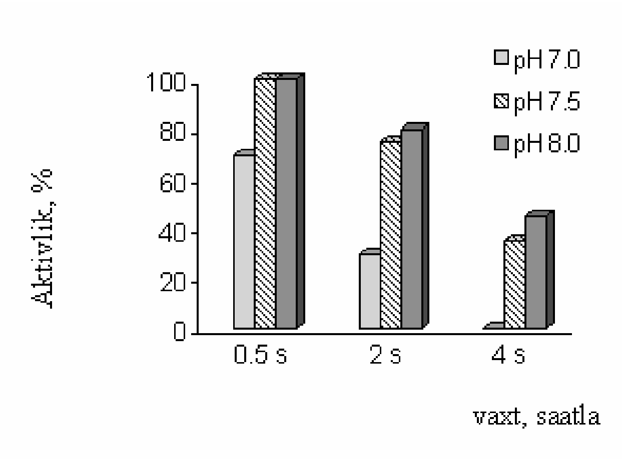
Cədvəl 2. Müxtəlif qatılıqlı NaCl məhlulunun *M.crystallinum* yarpaqlarından ayrılmış KA fermentinin aktivliyinə təsiri

Qatılıq NaCl(mM)	KA fermentinin aktivliyi, ml WA/unit
0	135
50	135
100	135
150	135
200	135
400	135

Zn atomları ilə kompleks əmələ gətirən 1,10-fenontrolinin *M.crystallinum*-dan ayrılmış KA fermentinin aktivliyinə təsiri, mühitin pH-dan və temperaturundan asılı olaraq öyrənilmişdir (Şək. 6 və 7). Temperatur 30°C-dan yuxarı olduqda, neytral və zəif qələvi mühitdə, 1,10-fenontrolin 2 saat müddətində fermenti tamamilə inaktivləşdirir. Lakin pH-ın qiyməti 7.6-8.3 arasında dəyişdikdə bu reagentin təsiri ilə fermentin aktivliyinin tam itməsi üçün uzun müddət tələb olunur.



Şək. 6. *M.crystallinum* yarpaqlarında 1,10-fenon-trolininlə (2 mM) inaktivləşən KA fermentinə temperaturun təsiri.



Şək. 7. *M.crystallinum* yarpaqlarından ayrılmış KA fermen-tinin aktivliyinə 1,10- fenontrolinin (2mM) vaxtdan asılı olaraq təsiri (30°C).

Alınan nəticələr göstərir ki, CAM bitkilərdə KA fermenti CO_2 qazının qatılaşdırılmasında və ilkin assimlyasiyasında iştirak edir. Müxtəlif CAM bitkilərdə, mühitin pH-dan və temperaturdan asılı olaraq, KA fermentinin aktivliyinin sutka ərzində dəyişməsi ilə bu fermentin subhüceyrə paylanması arasında oxşarlıq müşahidə edilmişdir.

Mühitin pH-dan və temperaturundan asılı olaraq, sink atomları ilə kompleks əmələ gətirən

1,10-ortofenontrolinin fermentin aktivliyini inaktivasiya etməsi, sink atomlarının fermentin katalitik aktivliyində iştirakını sübut edir.

ƏDƏBIYYAT

Cushman J.C. (2001) Crassulacean acid metabolism: A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. Plant Physiol. **127:** 1439-1448.

Griffiths H. (1989) Carbon dioxide concen-trating mechanisms and the evolution of CAM in vascular epiphytes. Ecolocical Studies, Berlin Heidelberg, New-York: Springer-Verlag **76:** 42-86.

Holtum J.A.M. (2002) Crassulacean acid metabolism: plasticity in expression, complexity of control. Function. Plant Biol. **29:** 657-661.

Lüttge U. (2002 b) CO_2-concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism. J. Exp. Bot. **53:** 2131-2142.

Lüttge U. (2004) Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism. Ann. Bot. **93:** 629-652.

Wilbur K.M., Anderson N.G (1948) Electrometric and colorimetric determination of carbonic anhydrase. J. Biol. Chem. **176:** 147-154.

T.Y. Orucova, Ş.M. Bayramov, N.M. Quliyev

Physical and Chemical Properties of Carbonic Anhydrase in Some CAM Plants

Optimum conditions were selected to determine the activity of CA isolated from leaves of CAM plants and activity change dynamics was studied. CA activity of CAM plants appeared to be similar to that of from C_3 and C_4 plants. Subcellular localization of CA was investigated using percoll gradient. Diurnal changes of titratable acidity characteristic for CAM plants were also determined.

Т.Я. Оруджова, Ш.М. Байрамов, Н.М. Гулиев

Физико-Химические Свойства Карбоангидразы Некоторых САМ Растений

Были выбраны оптимальные условия для определения активности КА, выделенной из листьев САМ растений, и была изучена динамика изменения активности данного фермента. Активнсть КА САМ растений была схожей с таковой из C_3 и C_4-растений. Субклеточная локализация КА была исследована, используя перкольный градиент. Также были определены суточные изменения кислотности, характерные для САМ растений.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 92-98 (2011)

Qara Qovaq və Şərab Üzümündə Organella-Nüvə DNT Köçürmələri

Ə.Ü. Abduləzimova, İ.Ə. Şahmuradov*
AMEA Botanika İnstitutu, Badamdar Shossesi, 40, Bakı AZ1073, Azərbaycan,
**E-mail: ilham@pgenomics.org*

Əvvəlki tədqiqatlarımız göstərmişdi ki, *Arabidopsis* və düyünün nüvə genomlarında plastid və mitoxondri DNT-sinin çoxsaylı "qəlpələri" vardır, həmin qəlpələrin tərkibinə bir çox or1anella genlərinin intakt nüsxələri daxildir və onların bəziləri nüvədə, ən azı, transckripsiya olunur. İndiki araşdırmalarda qara qovağın (*Populus trichocarpa*) plastid genomunun, şərab üzümünün (*Vitis vinifera*) isə həm plastid, həm də mitoxondri genomlarının müvafiq nüvə genomu ilə müqayisəsi nüvə xromosomlarında orqanella DNT-sinin çoxsaylı izləri aşkar edilmişdir: qara qövağın plastid genomunun ~73%-i, şərab üzümünün plastid və mitoxondri genomlarının müvafiq surətdə ~90%-i və ~51%-i tam yaxud qismən orqanella zülal genlərinin də daxil olduğu müxtəlif uzunluqlu yüzlərlə DNT fraqmenti kimi nüvə genomunda "təmsil olunur". Aldığımız nəticələr güman etməyə əsas verir ki, şərab üzümünün *rpl14* mitoxondri geninin nüvə nüsxəsi ekspressiya olunur və mitoxondri təyinatlı ribosom L14 zülalını kodlaşdırır.

GİRİŞ

Bitki genetik sistemləri nüvə genomundan və yarımavtonom mitoxondri və plastid genomlarından ibarətdir. Mitoxondrinin funksiyası, demək olar ki, bütün eukariotlarda saxlanılmışdır və belə hesab olunur ki, DNT-si olan bu orqanella endosimbiotik α-proteobakteriya mənşəlidir (Burger et al., 2003). DNT-si olan digər orqanella - plastidlər (xloroplastlar) isə endosimbiotik proseslər nəticəsində sianobakteriyalardan törənmişlər (Martin and Herrmann, 1998; Blanchard and Lynch, 2000; Martin et al., 2002; Zerges, 2002; Decker-Walters et al., 2004; Barbrook et al., 2006).

İnsan və heyvanlarla müqayisədə, ali bitkilərin mitoxondri genomları ölçücə böyükdür və molekuldaxili və/ya molekullararası rekombinasiyalar yolu ilə çoxsaylı quruluş yenidənqurmalarına məruz qalmışlar. Digər tərəfdən, ali bitkilər arasında mitoxondri genomlarının ölçüləri geniş diapozonda dəyişir (Handa, 2003; oradakı istinadlara da baxmaq olar). Bundan fərqli olaraq, plastid genomları xeyli az quruluş fərqliliyi göstərirlər.

Xloroplast və mitoxondri zülallarının əksəriyyəti nüvə genləri tərəfindən kodlaşdırılır, sitazolda sintez olunur və orqanellalara ixrac olunurlar. Maya göbələyində nüvə genlərinin təxminən 75%-pro-mitoxondridən "idxal" olunduğu halda (Esser et al., 2004), *Arabidopsis*də təxminən 4500 gen (~18%) plastid mənşəlidir (Martin et al., 2002). Müxtəlif növlərin xloroplast genomlarında cəmi 210 zülal kodlaşdıran gen tapılmışdır (Martin et al., 1998). Örtülütoxumluların analiz olunmuş plastid genomlarının hamısında eyni 74 zülal kodlaşdıran gen və bəzi növlərdə olmayan cəmi bir neçə gen vardır (Qiu et al., 1999). Funksiyaları üçün tələb olunan zülallardan 10%-indən azını kodlaşdıran mitoxondrilərdə də oxşar vəziyyət müşahidə olunur (Adams et al., 2002; Dunkley et al., 2006).

Belə hesab edilir ki, ilkin olaraq qədim endosimbiontlarda, orqanellaların əcdadlarında mövcud olan genlər tədricən nüvəyə - onların əksəriyyətinin hazırda yerləşdiyi məkana - köçürülmüş, onların translyasiyadan sonrakı məhsulları isə orqanellalara daşınırlar. Plastid və mitoxondrilərin təkamülünün gedişində onların genomlarının mürəkkəbliyi kəskin dərəcədə azalsa da, bu proses sona qədər getməmişdir - müəyyən genlər indiyədək öyrənilmiş bütün orqanellalarda saxlanılmışdır. Bu fenomeni izah etmək üçün müxtəlif fərziyyələr irəli sürülmüşdür (Barbrook et al., 2006).

Aparılan tədqiqatlar həmçinin göstərir ki, belə köçürülmə/itirlmə hadisələri fotosintetik eukariotların ümumi əcdadında baş vermis, sonralar isə yer bitkilərinin (embrofitlər yaxud metafitlər yaxud gövdəli bitkilər) xloroplast genləri dəstində yalnız cüzi dəyişikliklər olmuşdur (Baldauf and Palmer, 1990; Gantt et al., 1991; Doolittle, 1998; Martin and Herrmann, 1998; Martin et al., 1998; Nowitzki et al., 1998; Qiu et al., 1999; Millen et al., 2001; Rujan and Martin, 2001; Martin et al., 2002; Zerges 2002; Timmis et al., 2004; Leister 2005; Wang et al., 2007). Məsələn, örtülütoxumluların təkamülünün gedişində translyasiya inisiasiya faktoru 1 zülalını kodlaşdıran *infA* xloroplast geni, rozidlər (*rosidae*; ikiləpəlilər) daxil olmaqla, bir sıra növlərdə nüvəyə köçürülmüş və xloroplast DNT-sindən (xlDNT yaxud ptDNT, plastid DNT-si) yox olmuşdur (Millen et al., 2001). L22 ribosom zülalını kodlaşdıran *rpl22* geninin noxudda nüvəyə transferi müvafiq plastid geninin itirilməsilə nəticələnmişdir (Gantt et al., 1991). İlkin olaraq *Chlamydomonas reinhardtii* yosununda xloroplast geni kimi tapılmış, xloroplastlarda zülal sintezinin

Tu elonqasiya faktorunu (EF-Tu) kodlaşdıran *TufA* geni fotosintetik orqanizmlərin əksəriyyətində nüvə genomuna köçürülmüşdür (Baldauf and Palmer, 1990). L21 ribosom zülalını kodlaşdıran *rpl21* geni ali bitkilərin xloroplast genomlarında itirilmişdir; *Arabidopsis*də mitoxondri mənşəli rpl21c nüvə geni müvafiq xloroplast genini əvəz etmişdir və onun ekspressiyası plastid-səciyyəvi promoter cis-tənzimləyici elementlərinin nəzarəti altına keçmişdir (Gallois et al., 2001).

Gen transferi üzrə oxşar təkamül prosesləri mitoxondri genomunun da kiçilməsinə səbəb olmuşdur (Brennicke et al., 1993; Sanchez et al., 1996; Doolittle, 1998; Martin and Herrmann, 1998; Figueroa et al., 1999; Adams et al., 2000; Zerges, 2002). Noxudun mitoxondri genomunda qısalmış (kəsilmiş) *rps7* geni 5'-sonluğunda 40 kodonunu itirmişdir. *rps7*-yə oxşar DNT ardıcıllığının noxud və soyanın nüvə genimunda tapılması funksional *rps7* mitoxondri geninin müəyyən bitkilərdə nüvəyə yaxın təkamül dövründə köçürüldüyünə dəlalət edir (Zhuo et al., 1999).

Ümumuyyətlə, bu günə qədər, orqanella-nüvə gen/DNT köçürmələri üzrə müxtəlif bitkilərdə (*Nicotiana tabacum, Arabidopsis thaliana, Oryza sativa, Lycopersicon esculentum, Gossypium hirsutum, Chenopodium quinoa, Spinacea oleracea, Beta vulgaris* və s.) çoxsaylı faktlar aşkar edilmişdir (Pichersky and Tanksley, 1988; Timmis and Steele Scott, 1983; Steele Scott and Timmis, 1984; Pichersky et al., 1991; Ayliffe and Timmis, 1992; Watanabe et al., 1994; Kanno et al., 1997; Ayliffe et al., 1998; Lin et al., 1999; The *Arabidopsis* Genome Initiative, 2000; Stupar et al., 2001; Yuan et al., 2002; Shahmuradov et al., 2003; Matsuo et al., 2005; Noutsos et al., 2007; Guo et al., 2008; Lough et al., 2008).

*Arabidopsis*in 12 mitoxondri və düyünün 5 plastid geninin nüvə nüsxələri, ən azı, transkripsiya olunur (Akbarova et al., 2010; Shahmuradov et al., 2010). Belə təsəvvür yaranır ki, genetik materialın plastid və mitoxondridən nüvəyə köçürülməsi, onun molekulyar mexanizm(lər)i qaranlıq qalsa da, hazırda da davam edən prosesdir (Sandoval et al., 2004; Stegemann and Bock, 2006; Lough et al., 2008; Sheppard et al., 2008; Abdulazimova et al., 2010; Akbarova et al., 2010).

Hazırkı işin məqsədi, müvafiq genom annotasiyalarından istifadə etməklə, qara qovaqda (*Populus trichocarpa*) plastıd-nüvə (bu orqanizmin mitoxondri genomu oxunmamışdır), şərab üzümündə (*Vitis vinifera*) isə həm plastıd-nüvə, həm də plastid, həm də mitoxondri-nüvə DNT/gen köçürülmələrinin miqyasını və mümkün təkamül/funksional rolunu araşdırmaq olmuşdur. Bu araşdırmaların bəzi nəticələri aşağıda şərh olunur.

MATERİAL VƏ METODLAR

Araşdırmalarda qara qovağın (*Populus trichocarpa*) 19 nüvə xromosomunun (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sites/entrez?db=genomeprj&cmd=Retrieve&dopt=Overview&list_uids=10770; Build 1.2) və plastid genomunun (NC_009143), şərab üzümünün (*Vitis vinifera*) 19 nüvə xromosomunun (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sites/entrez?db=genomeprj&cmd=Retrieve&dopt=Overview&list_uids=12992; IGGP build 1), plastid (NC_007957) və mitoxondri (NC_012119) genomlarının annotasiyaları istifadə edilmişdir.

Genom annotasiyalarının analizi xüsusi olaraq by məqsəd üçün bizim tərəfimizdən yaradılmış **ptgan** (*P*<u>*opulus*</u> *t*<u>*richocarpa*</u> genome <u>an</u>alysis) **vvgan** (*V*<u>*itis*</u> *v*<u>*inifera*</u> genome <u>an</u>alysis) kompüter proqramları, nukleotid və amin turşuları ardıcıllıqlarının cüt-cüt müqayisəsi üçün **BLAST** proqramı (Altschul et al., 1997) istifadə olunmuşdur. Zülalların "son təyinat" yerlərinin axtarışı üçün **ProtComp** proqramı (http://www.softberry.com) tətbiq olunmuşdur

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

Qara qovaq və şərab üzümünün orqanella DNT-sinin nüvə qəlpələrinin ümumi xüsusiyyətləri

Organella DNT-sinin (orqDNT) önəmli nüvə "limanları"nı müəyyənləşdirmək üçün bütöv ptDNT və mitoxondri DNT-sinin (mtDNT) müvafiq nüvə xromosomları BLAST müqayisəsi aparılmış və uzunluğu ≥100 nc, oxşarlıq dərəcəsi isə ≥75% olan oxşar fraqmentlər sonrakı analizlər üçün seçilmişdir. Bu iki organizmin nüvə genomunda orqDNT-nin izlərinin ilkin skrininqinin ümumiləşdirilmiş nəticələri Cədvəl 1, 2 və 3-də verilir.

Şərab üzümünün ptDNT-si, müxtəlif xromosomlar boyunca müxtəlif uzunluqlu fraqmentlər şəklində olsa da, əsasən (160928 nc-dən 121479 nc, ~90%) nüvədə təmsil olunur. Müqayisə üçün qeyd etmək lazımdır ki, düyünün plastid genomu nüvədə bütünlüklə təmsil olunduğu halda (Akbarova, Solovyev and Shahmuradov, 2010), *Arabidopsis*in ptDNT-sinin yalniz ~10%-inin oxşar fraqmentləri nüvə genomunda tapılmışdır (Shahmuradov et al., 2003).

Şərab üzümünün mtDNT-sinin ~51%-inin nüvədə oxşar fraqmentləri tapılmışdır; düyü və *Arabidopsis*də isə müvafiq alaraq ~69% (bizim tərəfimizdən müəyyənləşdirilmişdir) və ~73%-dir (Abdulazimova et al., 2010).

Cədvəl 1. Qara qovağın ptDNT-sinin nüvə insersiyalarının bəzi ümümi xüsusiyyətləri*

Xromosom	ptDNT-nin nüvə limanları	Xromosomun ptDNT mənşəli fragmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı	ptDNT-sinin nüvədə təmsil olunan fraqmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı
1	50	15399; 0.04%	14032; 10.85%
2	53	18491; 0.08%	17809; 13.76%
3	43	19952; 0.10%	17968; 13.89%
4	30	10872; 0.07%	10835; 8.37%
5	19	5745; 0.03%	5596; 4.33%
6	18	7422; 0.04%	6925; 5.35%
7	15	5270; 0.04%	5330; 4.12%
8	14	2976; 0.02%	2815; 2.18%
9	27	15242; 0.12%	14685; 11.35%
10	20	5402; 0.03%	5332; 4.12%
11	36	17611; 0.12%	16480; 12.74%
12	18	5032; 0.04%	5038; 3.89%
13	40	16879; 0.13%	14847; 11.48%
14	19	4754; 0.03%	4668; 3.61%
15	18	5406; 0.05%	5473; 4.23%
16	24	9445; 0.07%	8146; 6.30%
17	7	3131; 0.05%	3145; 2.43%
18	31	11949; 0.09%	11032; 8.53%
19	23	6896; 0.06%	5571; 4.31%
Cəmi	**505**	**187874; 0,06%**	**94605; 73,12%**

*Burada, həmçinin Cədvəl 3 və 4-də orqDNT-nin "limanları" nüvə genomu ardıcıllıqlarının 100 nc və daha uzun kontiqləridir (oxşarlıq dərəcəsi ≥75% (mənşəyi bilinməyən boşluqlarsız). Annotasiya olunmuş nüvə xromosomlarının ümumi uzunluğu 307840768 nc, ptDNT-sinin uzunluğu isə 157033 nc-dür.

Cədvəl 2. Şərab üzümünün ptDNT-sinin nüvə insersiyalarının bəzi ümümi xüsusiyyətləri

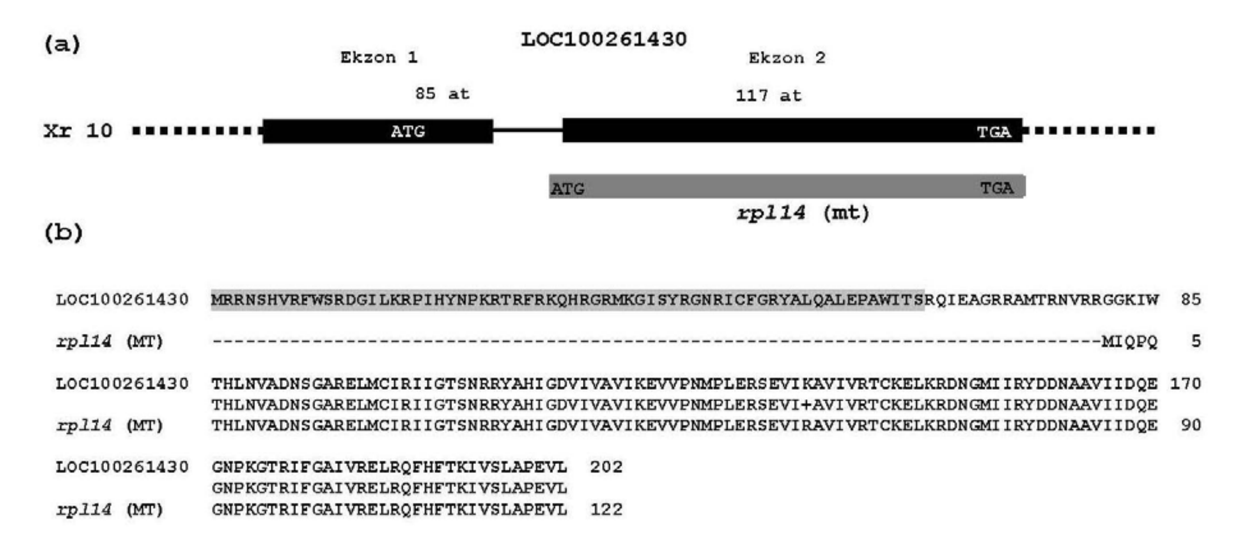
Xromosom	ptDNT-nin nüvə limanları	Xromosomun ptDNT mənşəli fragmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı*	ptDNT-sinin nüvədə təmsil olunan fraqmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı
1	66	21634; 0,11%	19042; 14,15%
2	46	24925; 0.17%	140.69; 10.45%
3	39	9681 ; 0.09%	9195; 6.83%
4	41	10679; 0.06%	9662; 7.18%
5	42	12127; 0.05%	11931; 8.87%
6	83	31516; 0.14%	26017; 19.33%
7	43	13058; 0.10%	12830; 9.53%
8	65	24401; 0.12%	22310; 16.58%
9	48	18821; 0.12%	17910; 13.31%
10	40	30352; 0.29%	28760; 21.37%
11	53	28504; 0.18%	26134; 19.42%
12	71	32054; 0.15%	27012; 20.07%
13	52	15524; 0.10%	14296; 10.62%
14	51	16203; 0.07%	14352; 10.66%
15	39	10788; 0.09%	9218; 6.85%
16	48	24395; 0.21%	13979; 10.39%
17	64	18515; 0.13%	16819; 12.50 %
18	89	25923; 0.11%	21755; 16.17%
19	47	12849; 0.08%	12714; 9.45%
Cəmi	**1027**	**381949; 0,12%**	**121479; 90,27%**

* Annotasiya olunmuş nüvə xromosomlarının ümumi uzunluğu 325313018 nc, ptDNT-sinin uzunluğu isə 160928 nc-dür.

Cədvəl 3. Şərab üzümünün mtDNT-sinin nüvə insersiyalarının bəzi ümumi xüsusiyyətləri

Xromosom	mtDNT-nin nüvə limanları	Xromosomun mtDNT mənşəli fragmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı	mtDNT-sinin nüvədə təmsil olunan fraqmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı
1	74	31706; 0.17%	32146; 4.16
2	58	12874; 0.08%	12666; 1.64
3	65	15389; 0.14%	14649; 1.89
4	58	15390; 0.08%	14590; 1.89
5	66	18084; 0.08%	17056; 2.21
6	81	30675; 0.13%	27125; 3.51
7	49	12807; 0.10%	12876; 1.67
8	109	38695; 0.18%	38203; 4.94
9	61	16954; 0.10%	17258; 2.23
10	94	159090; 1.51%	161926; 20.94
11	62	18511; 0.12%	17530; 2.27
12	122	66973; 0.32%	63919; 8.27
13	75	24606; 0.15%	23808; 3.08
14	119	30949; 0.12%	30270; 3.91
15	39	8751; 0.07%	8243; 1.07
16	63	46720; 0.39%	39011; 5.04
17	58	16307; 0.13%	16289; 2.11
18	129	45614; 0.18%	39559; 5.12
19	61	17188; 0.11%	16846; 5.12
Cəmi	**1443**	**627283; 0,19%**	**393463% 50,88%**

* mtDNT-sinin uzunluğu 773279 nc-dür.



Şək. 1. Şərab üzümünün L14 ribosom zülalını kodlaşdıran *rpl14* mitoxondri geni ilə 2 kodlaşdıran ekzondan ibarət, 47 EST ardıcıllığı ilə təsdiqi olan LOC100261430 nüvə geni ilə müqayisəsi (Ekzon 2: *rpl14* geninin insersiyası; Ekzon 2: naməlum mənşəli genom ardıcıllığı). Nüvə geni 201 at uzunluğunda naməlum zülal kodlaşdırır: ProtComp programının (http://www.softberry.com) verdiyi proqnoza görə, ilk 64 at (kölgəli verilmişdir) mitoxondri ünvanlı transit peptidi kodlaşdırır.

Hər 3 cədvəldən göründüyü kimi, orgDNT-nin qəlpələri uzunluq baxımından nüvə xromosomları üzrə bərabər paylanmamışdır.

Bizim analiz bir sıra orqanella genlərinin nüvədə intakt, yəni tam uzunluqlu (±5 amin turşusu [aa] fərqi ilə), 95% və daha yüksək oxşarlığı olan və kodlaşdıran ardıcıllıqlarda vaxtından əvvəl stop-kodon törədən mutasiyalar olmayan nüsxələrinin olduğunu göstərir: qara qovaqda 8 plastid geninin (*rpl2, rpl33, psbH, psbN*, II Fotosistemin 47 kDa molekul çəkili zülalını kodlaşdıran gen, sitoxrom *b6*, həmçinin hipotetik *Poptr cp074* və *Poptr cp089*

genləri), şərab üzümündə 2 plastid geninin (*rps7* və *rpl14*) və 3 mitoxondri geninin (*rps4, rpl14* və ATFaza-nin 8-ci subvahidini kodlaşdıran gen) intakt nüsxələri vardır. Maraqlıdır ki, bu orqanella genlərindən bəzilərinin (plastid mənşəli *rps7*, *rpl14*, *rpl33, psbH, psbN*, sitoxrom *b6* və II Fotosistemin 47 kDa molekul çəkili zülalını kodlaşdıran gen; mitoxondri mənşəli rps8 və ATFaza-nin 8-ci subvahidini kodlaşdıran gen) nüvə nüsxələri düyüdə və/ya *Arabidopsis*də də tapılmışdır (Shahmuradov et al., 2003; Abdulazimova et al., 2010; Akbarova et al., 2010). Müqayisə üçün onu da qeyd etmək lazımdır ki, Arabidopsisdə 2 plastid (Shahmuradov et al., 2003) və 39 mitoxondri geninin (Abdulazimova et al., 2010), düyüdə isə 74 plastid (Akbarova et al., 2010) və 28 mitoxondri geninin (bizim tərəfimizdən müəyyənləşdirilmişdir) intakt nüvə nüsxəsi tapılmışdır.

Orqanella genlərinin intact nüvə nüsxələri hansısa funksional rol onayırmı?

Çox güman ki, orqanella genlərinin intact nüvə nüsxələrinin əksəriyyəti onların müvəyə yaxın dövrlərdə transferinin nəticəsidir. Lakin bü nüsxələrin bəziləri orqanella genlərinin nüvəyə köçürülməsinin aralıq variantları da ola bilər. Əgər belə bir transfer baş verirsə, onda migrasiya edən gen o vaxt transkripsiya oluna bilər ki, o, nüvə promotoru "əldə etsin". Bundan başqa, orqDNT-nin artıq mövcud olan genlərə insersiyası orqanella zülallarından funksional domenlərin daxil olduğu yeni zülalların yaranmasına gətirib çıxarda bilər. Bu baxımdan, intakt nüvə nüsxəsi aşkar edilmiş organella genlərindən biri – şərab üzümünün L14 ribosom zülalını kodlaşdıran *rpl14* mitoxondri geni xüsusi maraq doğurur. Bu oqanizmin nüvə genomunda 47 EST ardıcılığı ilə təsdiqi olan, 2 kodlaşdıran ekzondan ibarət LOC100261430 geni annotasiya olunmuşdur (Şək. 1). Bu nüvə geninin 2-ci ekzonu, bir neçə amin turşusu istisna olmaqla, demək olar ki, identik (117 amin turşusundan 116-si eynidir, bir amin turşusu isə fiziki-kimyəvi xüsusiyyətlərinə görə yaxın amin turşusu ilə əvəz olunur) L14 ribosom zülalını kodlaşdırır; 1-ci ekzonun kodlaşdırdığı 85 aa-dan ilk 64 aa isə, ProtComp programının (http://www.softberry.com) verdiyi proqnoza görə mitoxondri ünvanlı transit peptidi kodlaşdırır. Bu fakt güman etməyə əsas verir ki, *rpl14* geni mitoxondridən nüvəyə köçürülmə mərələsindədir və hal-hazırda organella və nüvə nüsxələrinin hər ikisi ekspressiya olunur.

ƏDƏBİYYAT

Adams K.L., Daley D.O., Qiu Y.-L., Whelan J., Palmer J.D. (2000) Repeated, recent and diverse transfers of a mitochondrial gene to the nucleus in flowering plants. Nature **408:** 354-357.

Adams K.L., Qiu Y.-L., Stoutemyer M., Palmer J.D. (2002) Punctuated evolution of mitochondrial gene content: high and variable rates of mitochondrial gene loss and transfer to the nucleus during angiosperm evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **99:** 9905-9912.

Abdulazimova A.U., Akbarova Y.Yu., Mustafayev N.Sh., Solovyev V.V., Shahmuradov I.A. (2010) Mitochondrial DNA Insertions in Arabidopsis Genome: is Organelle-to-Nucleus Gene Transfer Continued? Proceedings of ANAS (Biological Sciences) **65(5-6):** 184-194.

Akbarova Y.Yu., Shahmuradov I.A., Solovyev V.V. (2010) Possible Functional and Evolutionary Role of Plastid DNA Insertions in Rice. Applied and Computational Mathematics **9:** 66-81.

Ayliffe M.A., Steele Scott N., Timmis J.N. (1998) Analysis of plastid DNA-like sequences within the nuclear genomes of higher plants. Mol. Biol. Evol. **15:**738-745.

Ayliffe M.A., Timmis J.N. (1992) Plastid DNA sequnce homologies in the tobacco nuclear genome. Mol. Gen. Genet. **236:** 105-112.

Baldauf S.L., Palmer J.D. (1990) Evolutionary transfer of the chloroplast tufA gene to the nucleus. Nature **344:** 262-265.

Barbrook A.C., Howe C.J., Purton S. (2006) Why are plastid genomes retained in non-photosynthetic orqanizms? Trends Plant Sci. **11:** 101-108.

Blanchard J., Lynch M. (2000) Orqanellar genes: Why do they end up in the nucleus? Trends Genet. **16:** 315-320.

Brennicke A., Grohmann L., Hiesel R., Knoop V., Schuster W. (1993) The mitochondrial genome on its way to the nucleus: different stages of gene transfer in higher plants. FEBS Letters **325:** 140-145.

Burger G., Lang B.F. (2003) Parallels in genome evolution in mitochondria and bacterial symbionts. IUBMB Life **55:** 205-212.

Decker-Walters D.S., Chung S.M., Staub J.E. (2004) Plastid sequence evolution: a new pattern of nucleotide substitutions in the Cucurbitaceae. J. Mol. Evol. **58:** 606-614.

Doolittle W.F. (1998) You are what you eat: a gene transfer ratchet could account for bacterial genes in eukaryotic nuclear genomes. Trends Genet. **14:**307-310.

Dunkley T.P.J., Hester S., Shadforth I.P., Runions J., Weimar T. et al. (2006) Mapping the *Arabidopsis* orqanella proteome. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **103:** 6518-6523.

Esser C., Ahmadinejad N., Wiegand C., Rotte C., Sebastiani F., Gelius-Dietrich G. et al. (2004) A genome phylogeny for mitochondria among a-proteobacteria and a predominantly eubacterial

ancestry of yeast nuclear genes. Mol. Biol. Evol. **21:** 1643-1660.

Figueroa P., Gomez I., Holuigue L., Araya A., Jordana X. (1999) Transfer of rps14 from the mitochondrion to the nucleus in maize implied integration within a gene encoding the iron-sulphur subunit of succinate dehydrogenase and expression by alternative splicing. Plant J. **18:** 601-609.

Gallois J.L., Achard P., Green G., Mache R. (2001) The *Arabidopsis* chloroplast ribosomal protein L21 is encoded by a nuclear gene of mitochondrial origin. Gene **274:** 179-185.

Gantt J.S., Baldauf S.L., Calie P.J., Weeden N.F., Palmer J.D. (1991) Transfer of rpl22 to the nucleus greatly preceded its loss from the chloroplast and involved th gain of an intron. EMBO J. **10:** 3073-3078.

Guo X., Ruan S., Hu W., Cai D., Fan L. (2008) Chloroplast DNA insertions into the nuclear genome of rice: the genes, sites and ages of insertion involved. Funct. Integr. Genomics **8:** 101-108.

Handa H. (2003) The complete nucleotide sequence and RNA editing content of the mitochondrial genome of rapeseed (*Brassica napus* L.): comparative analysis of the mitochondrial genomes of rapeseed and *Arabidopsis* thaliana. Nucleic Acids Res. **31:** 5907-5916.

Kanno A., Nakazono M., Hirai A. et al. (1997) Maintenance of chloroplast-derived sequences in the mitochondrial DNA of Gramineae. Curr. Genet. **32:** 413-419.

Leister D. (2005) Origin, evolution and genetic effects of nuclear insertions of orqanella DNA. Trends in Genet. **121:** 655-663.

Lin X., Kaul S., Rounsley S., Shea T.P., Benito M.I., Town C.D., Fujii C.Y. et al. (1999) Sequence and analysis of chromosome 2 of the plant *Arabidopsis thaliana*. Nature **402:** 761-768.

Lough A.N., Roark L.M., Kato A., Ream T.S., Lamb J.C., Birchler J.A., Newton K.J. (2008) Mitochondrial DNA transfer to the nucleus generates extensive insertion site variation in maize. Genetics **178:** 47-55.

Martin W., Herrmann R.G. (1998) Gene transfer from orqanellas to the nucleus: How much, What happens, and Why? Plant Physiol. **118:** 9-17.

Martin W., Rujan T., Richly E., Hansen A., Cornelsen S., Lins T. et al. (2002) Evolutionary analysis of *Arabidopsis,* cyanobacterial, and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **99:** 12246-12251.

Matsuo M., Ito Y., Yamauchi R., Obokata J. (2005) The rice nuclear genome continuously integrates, shuffles, and eliminates the chloroplast genome to cause chloroplast-nuclear DNA flux. Plant Cell **17:** 665-675.

Millen R.S., Olmstead R.G., Adams K.L., Palmer J.D., Lao N.T., Heggie L. et al. (2001) Many parallel losses of *infA* from chloroplast DNA during angiosperm evolution with multiple independent transfers to the nucleus. The Plant Cell **13:** 645-658.

Noutsos C., Kleine T., Armbruster U., DalCorso G., Leister D. (2007) Nuclear insertions of orqanellar DNA can create novel patches of functional exon sequences. Trends in Genetics **123:** 597-601.

Nowitzki U., Flechner A., Kellermann J., Hasegawa M., Schnarrenberger C., Martin W. (1998) Eubacterial origin of nuclear genes for chloroplast and cytosolic glucose-6-phosphate isomerase from spinach: sampling eubacterial gene diversity in eukaryotic chromosomes through symbiosis. Gene **214:** 205-213.

Pichersky E., Longsdon J.M., MGrath J.M., Stasys R.A. (1991) Fragments of plastid DNA in the nuclear genome of tomato: prevalence, chromosomal location and possible mechanisms of integration. Mol. Gen. Genet. **225:** 453-458.

Pichersky E., Tanksley S.D. (1988) Chloroplast DNA sequences integrated into an intron of a tomato nuclear gene. Mol. Gen. Genet. **216:** 65-68.

Qiu Y.-L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M., Zimmer E.A. et al. (1999) The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. Nature **402:** 404-406.

Rujan T., Martin W. (2001) How many genes in *Arabidopsis* come from cyanobacteria? An estimate from 386 protein phylogenies. Trends in Genet. **17:** 113-117.

Sanchez H., Fester T., Kloska S., Schroder W., Schuster W. (1996) Transfer of rps19 to the nucleus involves the gain of an RNP-binding motif which may functionally replace RPS13 in *Arabidopsis* mitochondria. EMBO J. **15:** 2138-2149.

Sandoval P., León G., Gómez I., Carmona R., Figueroa P., Holuigue L., Araya A., Jordana X. (2004) Transfer of RPS14 and RPL5 from the mitochondrion to the nucleus in grasses. Gene **324:** 139-147.

Shahmuradov I.A., Akbarova Y.Y., Solovyev V.V., Aliyev J.A. (2003) Abundance of plastid DNA insertions in nuclear genomes of rice and *Arabidopsis*. Plant Mol. Biol. **52:** 923-934.

Sheppard A.E., Ayliffe M.A., Blatch L., Day A., Delaney S.K., Khairul-Fahmy N. et al. (2008) Transfer of plastid DNA to the nucleus is elevated during male gametogenesis in tobacco. Plant Physiol. **148:** 328-336.

Steele Scott N., Timmis J.N. (1984) Homologous between nuclear and plastid DNA in spinach. Theor. Appl. Genet. **67:** 279-288.

Stegemann S., Bock R. (2006) Experimental reconstruction of functional gene transfer from the

tobacco plastid genome to the nucleus. The Plant Cell **18:** 2869-2878.

Stupar R.M., Lilly J.W., Town C.D., Cheng Z., Kaul S., Buell C.R. (2001) Complex mtDNA constitutes an approximate 620-kb insertion on *Arabidopsis thaliana* chromosome 2: implication of potential sequencing errors caused by large-unit repeats. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **98:** 5099-5103.

The *Arabidopsis* Genome Initiative (2000) Analysis if the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. Nature **408:** 796-815.

Timmis J.N., Ayliffe M.A., Huang C.Y., Martin W. (2004) Endosymbiotic gene transfer: orqanella genomes forge eukaryotic chromosomes. Nature Rev. (Genetics) **5:** 123-135.

Timmis J.N., Steele Scott N. (1983) Sequence homology between spinach nuclear and chloroplast genomes. Nature **305:** 65-67.

Wang D., Wu Yu.-W., Shih A.C.-C., Wu C.-S., Wang Y.-N., Chaw S.-M. (2007) Transfer of chloroplast genomic DNA to mitochondrial genome occurred at least 300 MYA. Mol. Biol. Evol. **24:** 2040-2048.

Watanabe N., Nakazono M., Kanno A. et al. (1994) Evolutionary variations in DNA sequences transferred from chloroplast genomes to mitochondrial genomes in the *Gramineae*. Current Genet. **26:** 512-518.

Yuan Q., Hill J., Hsiao K., Moffat K., Ouyang S., Cheng Z., Jiang J., Buell C.R. (2002) Genome sequencing of a 239-kb region of rice chromosome 10L reveals a high frequency of gene duplication and a large chloroplast DNA insertion. Mol. Gen. Genet. **267:** 713-720.

Zerges W. (2002) Does complexity constrain orqanella evolution? Trends in Plant Science **7:** 175-180.

Zhuo D., Nguyen-Lowe H.T., Subramanian S., Bonen L. (1999) The S7 ribosomal protein gene is truncated and overlaps a cytochrome c biogenesis gene in pea mitochondria. Plant Mol. Biol. **40:** 91-97.

A.U. Abdulazimova, I.A. Shahmuradov

Organelle-to-Nucleus DNA Transfers in Black Cottonwood and Wine Grape

Our previous studies revealed that nuclear genome of *Arabidopsis* and rice contains multiple plastid and/or mitochondrial DNA (ptDNA and mtDNA, respectively) splinters with intact copies of many orqanellar genes, where some of them, at least, are transcribed. In these studies, comparison of the plastid genome of black cottonwood (*Populus trichocarpa*), both plastid and mitochondria genomes of wine grape (*Vitis vinifera*) with the corresponding nuclear genome revealed many “traces” of organellar DNA: ~73% of black cottonwood plastid genome, ~90% and ~51% of wine grape plastid and mitochondria genomes, respectively, are present in nuclear genome in a form of multiple DNA fragments containing complete or partial copies of organellar protein coding genes. Results obtained suggest that nuclear copy of wine grape mitochondria *rpl14* gene is expressed and it encodes ribosom L14 protein targeted to the mitochondria.

А.У. Абдулазимова, И.А. Шахмурадов

Перенос ДНК из Органеллы в Ядро у Тополя Волосистоплодного и Винограда Культурного

Наши предыдушие исследования показали, что имеются многчисленные «осколки» пластидной и митохондриальной ДНК в ядерных геномах Арабидопсиса и риса, эти осколки содержат интактные копии ряда генов органелл и, по крайней мере, некоторые из них транскрибируются. В настоящей работе, сравнение пластидного генома тополя волосистоплодного (*Populus trichocarpa*), пластидного и митохондриального геномов винограда культурного (*Vitis vinifera*) с соответствующим ядерным геномом выявило множественные следы ДНК органелл: около 73% пластидного генома тополя волосистоплодного, около 90% и 51% пластидного и митохондриального генома, соответственно, винограда культурного представлены в ядре в форме множественных ДНК фрагментов, содержащих полные или частичные копии генов, кодирующих белки органелл. Полученные результаты наводят на мысль, что экспрессируется ядерная копия митохондриального гена *rpl14* винограда культурного, кодирующего рибосомальный белок L14, направляющийся в митохондрию.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 99-105 (2011)

Azərbaycan Florasının Endemləri

A.M. Əsgərov
AMEA Genetik Ehtiyatlar İnstitutu, Bakı, AZ1106, Azadlıq pr. 155, E-mail:askerov1@mail.ru

Məqalədə Azərbaycan florası endemləri təhlil edilir. Endemizm hadisəsinə dair müxtəlif baxışlar, kriteriyalar (inzibati - ərazi, florogenetik, regional və s.) nəzərdən keçirilərək endemlərin bütün hallarda biomüxtəlifliyin unikal genofondu kimi mühafizəsinin vacibliyi qeyd olunur. Ilk dəfə olaraq endemlərin təsnifatı kompleksli̇k prinsipi əsasında (mənşəyinə, yayılmasına, statusuna, təbiətdə populyasiyasının vəziyyətinə dair məlumatlar və s.) işlənib hazırlanmış və məqalədə cədvəl şəklində öz əksini tapmışdır. Ən son məlumatlar əsasında endemlərin nomenklaturası, yayılması nəzərə alınmaqla taksonomik tərkibi verilmişdir. Müasir Azərbaycan florasında endemlərin 31 fəsiləyə, 86cinsə və 181 növə mənsub olması haqda əldə edilmiş nəticələr qeyd olunur. Bununla yanaşı müəllifin araşdırmalarına əsasən əvvəllər müxtəlif mənbələrdə Azərbaycan florasının həqiqi endemləri hesab edilən təxminən 80 növ həmin siyahıdan çıxarılmışdır. Məqalə "Azərbaycan florası" çoxcildliyinin və "Qırmızı kitabın" yeni nəşrinin hazırlanmasında, respublika florasının mühafizəsinə dair tədbirlərin işlənib hazırlanmasında faydalı ola bilər.

Azərbaycanın müxtəlif iqlim, torpaq və bitki örtüyünə malik olması, cənubi-şərqi Asiya, Ön Asiya, İran - Turan və Qafqaz kimi fitoxorionların əhatəsində yerləşməsi burada biomüxtəlifliyin zənginliyinə səbəb olmuşdur. Yalnız onu qeyd etmək kifayətdir ki, Azərbaycan respublikası ərazicə Qafqazın təxminən 16 faizini təşkil etsə də burada Qafqaz florasının ali bitki növlərinin 70 faizinə rast gəlinir.

Ən son araşdırmalarımıza görə (Əsgərov, 2011), müasir Azərbaycan florasında yabanı, eləcə də kulturada olan və az-çox dərəcədə naturalizə olunan ali bitkilər 176 fəsiləyə və 1142 cinsə aid 5000 növ təşkil edir. Səkkiz cildli "Azərbaycan florası"-nın (Флора Азербайджана, 1951-1961) məlumatları ilə müqayisədə bu 51 fəsilə, 242 cins və 928 növ çoxdur.

Endem bitkilər floranın mühüm tərkib hissəsi olub onu digər floradan fərqləndirir, onun səciyyəvi xüsusiyyəti sayılır. Endem taksonların sayı və ranqı (fəsilə, cins, növ) floristik və geobotaniki rayonlaşdırmada, coğrafi elementlərin müəyyən edilməsində və florogenez məsələlərinin araşdırılmasında istifadə olunan əsas kriteriyalardan sayılır.

Endem bitki taksonu (endemik) müəyyən tarixi zaman kəsiyində müəyyən ərazidə yayılması ilə səciyyələnir ("endemos" yunan sözü olub yerli mənasını verir). Bu anlayışda hazırda qəbul olunan əsas kriteriya "coğrafi ərazi" hesab olunur. Əgər biz Azərbaycan endemi deyiriksə, deməli həmin bitkinin (və ya digər canlı orqanizimlərin) bu ərazidən 1 nüsxəsinin belə 1 sm kənarda rast gəlinməməsini əsas götürürük.

Əlbəttə, regional və qlobal florogenez məsələlərinin araşdırlıması̇nda endemizmin "inzibati ərazi" kriteriyası çox da əlverişli sayıla bilməz. Endemlərin floristik və botaniki-coğrafi regionlar (Qafqaz, Orta Asiya və s.) üzrə müəyyənləşdirilməsi daha maraqlıdır. Hər iki halda endem bitkilər unikal genetik material mənbələri kimi "qlobal əhəmiyyətli" obyekt hesab edilir. Bu biomüxtəliflik üzrə Beynəlxalq Konvensiyalarda da öz əksini tapmışdır.

Endemlərin tədqiqinin inzibati ərazi regionları üzrə aparılması onların mühafizəsi üzrə tədbirlərin işlənib həyata keçirilməsi üçün daha əlverişlidir. Azərbaycan ərazisində 423 növ Qafqaz endemi olsa da, 181 növ Azərbaycan endemlərinin mühafizəsinə daha çox diqqət verilməlidir.

Endemizmin yaranmasında coğrafi təcridlər, iqlim-torpaq şəraiti və digər amillər əsas rol oynayır. Dağlıq ərazilərdə, adalarda, bu və ya digər dərəcədə təcrid olunmuş su bataqlıq ekosistemlərində endem növlər daha çox sayda rast gəlinir. Müqəddəs Yelena adasında və Yeni Zellandiyada endemlər floranın 85 faizini, Qafqazda isə 26 faizini təşkil edir. Bu işdə ərazilərin floralarının elmi ekspedisiyalarla tədqiq edilməsi mühüm rol oynayır. Bu yolla, eləcə də monoqrafik tədqiqatların digər üsulları ilə endemlərin arealları dəqiqləşdirilir, onların yeni yayılma sahələri aşkar edilir və yeni endemlər müəyyənləşdirilir.

Odur ki, endem növlərin ardıcıl olaraq təftişinə ehtiyac vardır. Çünki bütün canlılar kimi bitkilər də öz areallarını dəyişə bilər.

Azərbaycan florasının endem bitkiləri ayrı-ayrı regionlar (Talış, Naxçıvan və s.) və ayrı-ayrı sistematik qruplar üzrə aparılsa da, bütövlükdə respublika florasının endemləri Q.Axundov tərəfindən doktorluq dissertasiya işində araşdırılmışdır (Ахундов, 1973). O, Azərbaycanda

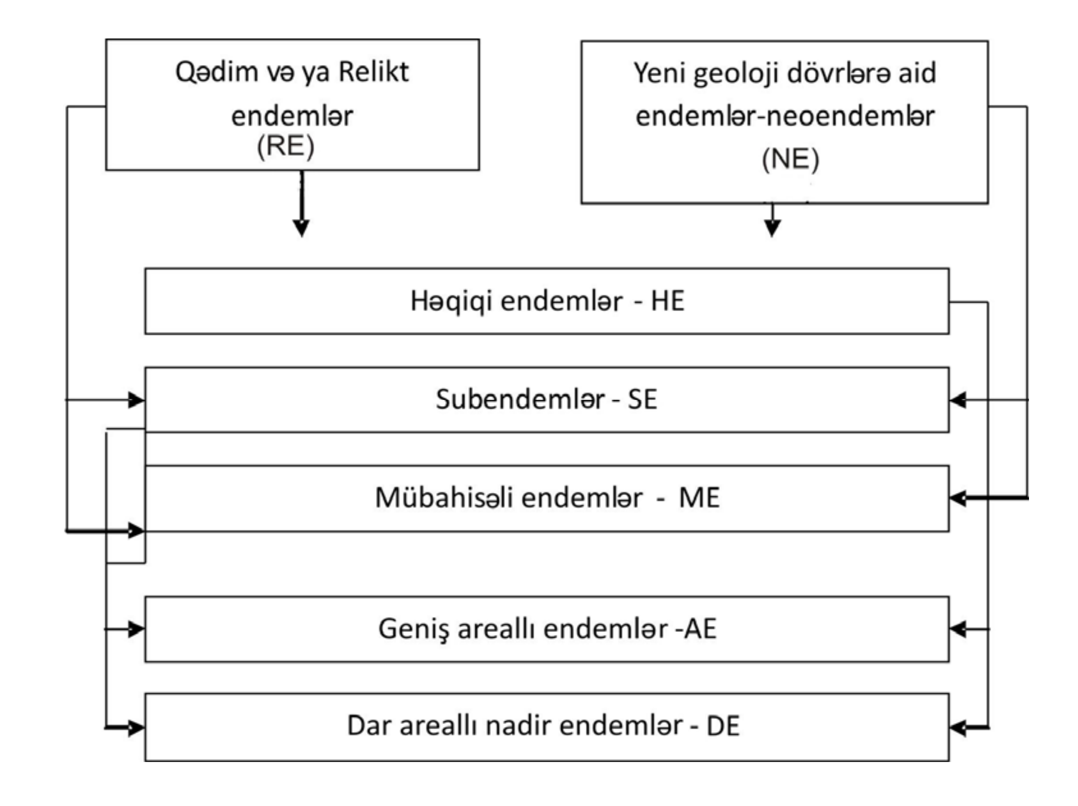
ali bitkilərin 40 fəsilə və 108 cins üzrə 240 endem növünün olmasını müəyyən etmişdir.

Sonralar qonşu regionların floraları haqda məlumatlar artdıqca və Azərbaycan florasının tədqiqi üzrə yeni məlumatlar toplandıqca bizim Azərbaycan endemləri haqqında təsəvvürlərimiz də dəyişmişdir.

S.Musayev 2005-ci ildə ona məlum olan tədqiqatların nəticələrinə və ədəbiyyata istinad edərək Azərbaycanın ali bitkilər florasında 262 endem bitki növünün (39 fəsilə, 116 cins) olması qənaətinə gəlmişdir (Musayev, 2005).

Son 40 il ərzində Azərbaycan florasının tədqiqi üzrə bizim apardığımız tədqiqatlara, yeni tapıntılara istinad edərək müvafiq əlavələr və dəyişikliklər edilməklə biz Azərbaycan endemlərinin yenidən təftişini məqsədəuyğun hesab etdik. Bizim 1969-2009-cu illərdə Azərbaycan rayonlarına etdiyimiz ekspedisiyaların nəticələri və bu əsasda nəşr etdirdiyimiz 120-dən çox elmi məqalə və 5 monoqrafiya (onlardan 2005-2008-ci illərdə nəşr olunan "Azərbaycan ali bitkiləri" üçcildliyi, Əsgərov, 2005-2008 və 2011-ci ildə çapdan çıxan "Azərbaycan florasının konspekti" kitabı, Əsgərov, 2011 xüsusi qeyd olunmalıdır) əsas götürülmüşdür. Bundan başqa qıjılar, taxıllar, çətirçiçəklilər, geofitlər və b. qruplar üzrə nəşr olunmuş əsərlər, eləcə də 2003-2008-ci illərdə nəşr olunmuş "Qafqaz florasının konspekti" (Конспект флоры Кавказа, 2003, 2006, 2008) əsəri təhlil edilmişdir.

Əvvəlcə endemlərin təsnifatı haqda mövcud fikirləri təhlil edək. Endemlərin təsnifatında bir neçə kriteriya (yanaşma) ola bilər. Mənşəyinə görə endemləri qədim geoloji dövrlərə aid olan "*Paleoendemlər*" və nisbətən son geoloji dövrlərə aid "*Neoendemlər*" olmaqla 2 qrupa ayırırlar. Azərbaycanda birinci qrup üzrə subendem bitkilərdən üçüncü geoloji dövrə aid ağac və kol bitkiləri göstərilə bilər (relikt subendemlər): dəmirağac (*Parrotia persica* C.A.Mey.), şabalıdyarpaqlı palıd (*Quercus castaneifolia* C.A.Mey.), ipək akasiyası (*Albizia julibrissin* Durazz.), hirkan azat ağacı (*Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch) və başqaları. Bu bitkilərin çoxu florogenetik baxımdan qədim Hirkan florası ilə əlaqədardır. Qeyd olunan növlər qonşu İran İslam Respublikasının Xəzər ətrafı hirkan tipli meşələrində də rast gəlinir. Odur ki, bu qəbildən olan relikt endemlər – arealı Azərbaycandan kənara keçən (irridasiya edən) *şərti endemlər -subendemlər* hesab edilir. Beləliklə, biz endemləri areal xüsusiyyətlərinə görə *həqiqi endemlərə* və *subendemlərə* də ayıra bilərik. Genefondun mühafizəsi baxımından subendemlər də maraqlı tədqiqat obyektləri olsalar da bu və ya digər ölkənin (respublikanın, vilayətin və s.) endemləri dedikdə əsasən həqiqi endemlər nəzərdə tutulur.



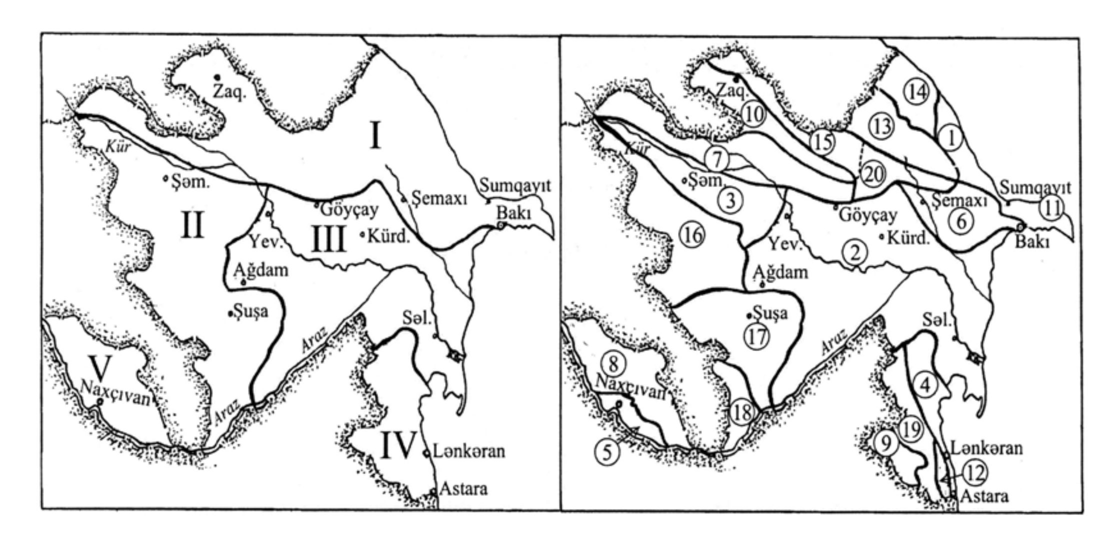
Şək. 1. Endemlərin təsnifatı.

Respublika ərazisində həqiqi Azərbaycan endemləri ilə yanaşı Qafqaz endemləri də çoxluq təşkil edir. Genetik ehtiyatların istifadəsi və mühafizəsi baxımından bu statuslu endemlər də xüsusi əhəmiyyətə malikdirlər. Qafqaz endemləri dedikdə Qafqazın hər hansı bir rayonundan təsvir olunmuş, arealı Qafqazla məhdudlaşan bitki taksonları (növləri, cinsləri, fəsilələri və s.) nəzərdə tutulur. Azərbaycanda təxminən 400-dən çox ümumqafqaz endem ali bitki növləri qeydə alınmışdır. Bunların da çoxu Azərbaycan Respublikası ərazisindən təsvir olunmuşdur. Qeyd etməliyik ki, vaxtı ilə Azərbaycan florasından təsvir olunmuş çoxsaylı bitki növləri (bu, xüsusən, yovşan və gəvən cinslərinə aiddir) sonralar keçmiş SSRİ botanikləri tərəfindən qəbul edilməmiş və 8 cildli "Azərbaycan florası"na daxil edilməmişdir. Bu bitkilərin araşdırılması Azərbaycan endemlərinin taksonomik tərkibinin dəqiqləşdirilməsi üçün çox önəmlidir.

Beləliklə, biz Azərbaycan endemlərini: I-*həqiqi endemlər* (HE), II-*subendemlər* (SE), yayılması, statusu və təbiətdə papulyasiyasının vəziyyəti haqda az məlumat olan (və ya olmayan) III-*mübahisəli endemlər* (ME) olmaqla 3 qrupa ayırmağı məqsədəuyğun hesab edirik. I qrup endemləri də 2 yarımqrupa ayıra bilərik. Təbiətdə az çox dərəcədə geniş yayılan, bir neçə iri populyasiyaları məlum olan areallı endemlər (AE) və 1- 2 papulyasiyası (və ya nüsxəsi) ilə məlum olan *dar* (*kiçik*) *areallı endemlər* (DE).

Endemlərin təsnifatı haqda qeyd edilənlərin sxem şəklində vermək olar (Şək. 1).

Aşağıdakı cədvəldə (Cədvəl 1) son araşdırmalara əsasən Azərbaycan florası endemlərinin siyahısı verilir. Taksonlardan (fəsilə, cins, növ) istifadəni asanlaşdırmaq üçün onlar əlifba sırası ilə verilir. Növlərin yayılması bizim tərtib etdiyimiz sadələşdirilmiş botaniki-coğrafi rayonlar üzrə verilir. Bu sxemdə Abşeron, Qobustan və Xəzərsahili rayonlar şərti olaraq BQ rayonuna birləşdirilmişdir (Şək. 2).



Şək. 2. Azərbaycan florasının sadələşdirilmiş botaniki-coğrafi rayonları: I-Böyük Qafqaz; II-Kiçik Qafqaz; III-Kür-Araz; IV-Talış; V-Naxçıvan.

Növlərin yayılmasını göstərən rayonlar	*"Флора Азербайджана" (I-VIII, 1950-1961) və "Azərbaycanın ali bitkiləri" (I-III, Əsgərov, 2005-2008) əsərlərində verilən rayonlar (qəbul olunmuş sıra sayı ardıcıllığı ilə)*
I. Böyük Qafqaz (BQ)	*Xəzərsahili ovalıq (1), Qobustan (6), Bozqır yayla (7), Alazan-Əyriçay vadisi (10), Abşeron (11), Böyük Qafqaz (Quba dağ massivi) (13), Samur-Dəvəçi ovalığı (14), Böyük Qafqaz (qərbi) (15), Böyük Qafqaz (şərqi) (20)*
II. Kiçik Qafqaz (KQ)	*Kiçik Qafqaz (şimali) (16), Kiçik Qafqaz (mərkəzi) (17), Kiçik Qafqaz (cənubi) (18),*
III. Kür-Araz (KA)	*Kür-Araz ovalığı (2), Kür düzənliyi (3)*
IV. Talış (T)	*Lənkəran-Muğan (4), Lənkəran ovalığı (12), Lənkəran dağlığı (19), Diabar (Zuvand) (9)*
V. Naxçıvan (N)	*Naxçıvan düzənliyi (5), Naxçıvan dağlığı (8)*

Cədvəl 1. Azərbaycanın endem ali bitkiləri və onların yayılması

Sıra №-si	Taksonlar	Yayıl-ması	Sıra №-si	Taksonlar	Yayıl-ması
1	*ALLİACEAE* J. Agardh			*Neurotropis szowitsiana* (Boiss.) F.K.Mey. (*Thlaspi szowitsianum* Boiss.)	2
	Allium talyschense Miscz. ex Grossh.	4		*Peltariopsis grossheimii* N.Busch	5
2	*APİACEAE* Lindl.		6	*CARYORHYLLACEAE* Juss.	
	Bunium scabrellum Korov.	4		*Dianthus talyschensis* Boiss. et Buhse	4
	Seseli cuneifolium Bieb.	1,3,5		*Silene caespitosa* Steven.	1
3	*ASPHODELACEAE* Juss.			*S.grossheimii* Schischk.	1
	Eremurus azerbajdzanicus Charkev.	1		*S.lencoranica* Laskov	4
4	*ASTERACEAE* Dumort.			*S.longidens* Schischk.	1
	Carduus atropatanicus Sosn.ex Grossh.	5		*S.prilipkoana* Schischk.	5
	Centaurea araxina Gabr.	5		*S. talyschensis* Schischk.	2,4,5
	C.kobstanica Tzvel.	1	7	*CHENOPODİACEAE* Vent.	
	C.meyeriana Tzvel. (*Amblyopogon meyerianus* (Tzvel.) Karjagin)	4,5		*Anabasis eugeniae* İljin	5
	Crepis karakuschensis Czer.	5		*Salsola futilis* İljin	5
	Podospermum grossheimii (Lipsch. & Vass.) Kuth.	4	8	*CORYLACEAE* Mirb.	
	P.kirpicznikovii (Lipsch.) Kuth.	4		*Carpinus schuschaensis* H.Winkl. (*C.geoktschaica* Radde-Fomina)	1
	Rhaponticoides razdorskyi (Karjag.) M.V.Agab.et Greuter (*Centaurea razdorskyi* Karjag.)	1	9	*EUPHORBİACEAE* Juss.	
	Scorzonera pulchra Lomak.	2		*Euphorbia grossheimii* Prokh.	5
	Stemmacantha zardabi (Rzazade) Askerov (*Rhaponticum zardabi* Rzazade, 1958, Докл.АН Азерб.3:241)	1		*E.hyrcana* Grossh.	4
	Tragopogon karjaginii Kuth.	2,3		*E.marschalliana* Boiss.	4,5
	T.macropogon C.A.Mey.	3,4	10	*FABACEAE* Lindl.	
5	*BRASSİCACEAE* Burnett			*Amoria bobrovii* (Chalilov) Roskov (*Trifolium bobrovii* Chalilov)	2,5
	Aethionema buschianum Grossh.	5		*A.talyschensis*(Chalilov) Roskov (*Trifolium talyschense* Chalilov)	4
	A.levandovskyi N.Busch	4		*Astragalus badamliensis* Chalilov	5
	Atropatenia rostrata (N.Busch) F.K.Mey.(*Thlaspi rostratum N.Busch*)	5		*A.bakuensis* Bunge	1
	Crambe grossheimii İ.Khalilov	5		*A.chalilovii* Grossh.	5
	Cymatocarpus grossheimii N.Busch	5		*A.conspicuus* Boriss.	1,3
	Erysimum argyrocarpum N.Busch	4		*A.dzhebrailicus* Grossh. (≈*A.schuschensis* Grossh.)	2
	E.caspicum N.Busch	1		*A.glochideus* Borris.	4
	E.strictisiliquum N.Busch	2?		*A.kabristanicus* Grossh.	1
	Neotorularia eldarica (Grossh.)V.Avet. (*Torularia eldarica* Grossh.)	1,3		*A.karakuschensis* Gontsch.	5
				A.kubensis Grossh.	1
				A.maraziensis Rzazade	1
				A.montis-aquillae Grossh.	5

	A.neoalbanicus Grossh.	1		*Phlomis lenkoranica* Knorr.	4
	A.schemachensis Karjag.	1		*Salvia golneviana* Rzazade	1
	A.szovitsii Fisch.et C.A.Mey.	5		*S.suffruticosa* Montbr. et Auch.ex Benth. (*S.alexandri* Pobed.)	5
	A.zangelanus Grossh.	2		*S.vergeduzica* Rzazade	4
	A.zuvanticus Grossh.	4		*Satureja borissoviae* Zeinalova	4
	Colutea komarovii Takht.	5		*S.densiflora* Zeynalova	4
	Lathyrus atropatanus (Grossh.)Sirj. (*Orobus atropatanus*			*S.confinis* Boiss.	4
	A.Grossh.)	5		*S.intermedia* C.A.Mey.	4
	Onobrychis heterophylla C.A.Mey.	4,5		*Scutellaria darriensis* Grossh.	5
	O.schuschajensis Agaeva	2		*S.grossheimiana* Juz.	4
	Oxytropis lupinoides Grossh.et Fed.	5		*S.karjaginii* Grossh.	5
	Securigera hyrcana (Prilipko)Czer. (*Coronilla hyrcana*			*S.prilipkoana* Grossh.	4
	Prilipko)	4,5?		*S.rhomboidalis* Grossh.	5
	Trifolium biebersteinii Chalilov	5		*Stachys fominii* Sosn.	5
	T.caucasicum Tausch (*T.topczibashovii* Chalilov)	1-5		*S.paulii* Grossh.	1
	T.grossheimii Chalilov	4		*S.stschegleewii* Sosn.	5
	T.issajevii Chalilov	4		*S.talyschensis* Kapell.	4
	T.leucanthum Bieb.(*T.sachokianum* Grossh.)	1		*Thymus fedtschenkoi* Ronn. (*Th.kjapazi* Grossh.)	2
	T.zardabii Chalilov	2,4		*T.karjaginii* Grossh.	1
11	*GERANİACEAE* Juss.			*T.trautvetteri* Klok. et Shost.	4
	Erodium schemachense Grossh.	1	16	*LİLİACEAE* Juss.	
12	*HYACINTHACEAE* Batsch			*Fritillaria grandiflora* Grossh. (*F.kotschyana* auct.non Herb.)	4
	Ornithogalum hyrcanum Grossh.	4	17	*LİNACEAE* D.C.ex S.F.Gray	
13	*HYPERİCACEAE* Juss.			*Linum subbiflorum* Juz.	5
	Hypericum atropatanum Rzazade	5	18	*LYTHRACEAE* J.St.-Hil.	
	H.nachitshevanicum Grossh.	5		*Ammania pubiflora* (Koehne) Sosn.	1,3
	H.theodori Woronow	1		*Lythrum schelkovnikovii* Sosn.	3
14	*İRİDACEAE* Juss.			*Peplis hyrcanica* Sosn.	4
	Crocus polyanthus Grossh.	4	19	*MALVACEAE* Juss.	
	İris camillae Grossh.	3		*Alcea kusariensis* (İljin) İljin	1
	İ.hyrcana Woronow ex Grossh.	4		*A.lenkoranica* İljin	3,4
	İ.schelkownikowii (Fomin)Fomin) (*İ.annae* Grossh).	3		*A.sachsachanica* İljin	2
	İ.schischkinii Grossh.	5	20	*OROBANCHACEAE* Vent	
15	*LAMİACEAE* Lindl.			*Orobanche transcaucasica* Tzvel.	1
	Marrubium nanum Knorr.	5	21	*PAPAVERACEAE* Juss.	
	Nepeta betonicifolia C.A.Mey.	4,5		*Papaver schelkownikowii* N.Busch	1-3
	N.longituba Pojark. (*N.sosnovskyi* Askerova)	1		*P.talyschense* Grossh.	4
	N.noraschenica Grossh.	5			

22	*PLUMBAGİNACEAE* Juss.	
	Acantholimon schemachense Grossh.	1
	A.tenuiflorum Boiss.	1,2
	Limonium fischeri (Trautv.) Lincz.	1,5
23	*POACEAE* Barnhart	
	Achnatherum roshevitzii S.G.Mussajev	1
	Bromus tzvelevii S.G.Mussajev	5
	Dactylis hyrcana (Tzvel.) S.G.Mussajev	4
	Elytrigia attenuatiglumis (Nevski) Nevski	4
	E.heidemaniae Tzvel.	5
	Glyceria caspia Trin.	4
	Festuca karabaghensis S.G.Mussajev	1,2,5
	Koeleria bitczenachica (Tzvel.) Tzvel.	5
	Poa meyeri Trin.ex Roshev.	1,2,4,5
	Stipa issaevii S.G.Mussajev et Sadychov	5
	S.karjaginii S.G.Mussajev et Sadychov	5
	S.zuvantica Tzvel.	4
24	*POLYGALACEAE* R.Br.	
	Polygala grossheimii Kem.-Nath.	4
	P.leucothyrsa Woronow	4
	P.schirvanica Grossh.	3
25	*POLYGONACEAE* Juss.	
	Calligonum bakuense Litv. (*C.petunnikowii* auct.non Litv.)	1
	Polygonum caspicum Kom.	1
26	*RANUNCULACEAE* Juss.	
	Anemone kuznetzowii Woronow ex Grossh.	2
	Delphinium lomakinii Kem.-Nath.	5
	D.nachiczevanicum Tzvel.	5
	D.talyschense Tzvel.	4
	Ranunculus alexeenkoi Grossh.	1
	R.dolosus Fisch.et C.A.Mey.	4
27	*ROSACEAE* Juss.	
	Crataegus cinovskisii Kassymova	5
	Pyrus eldarica Grossh.	3
	Alchimilla amicta Juz.	1,2,5
	A.hyrcana (Bus.) Juz.	4
	A.jaroschenkoi Grossh.	1
	A.raddeana (Bus.) Juz.	2,5
	Rosa abutalybovii Gadzhieva	1
	R.isaevii Gadzhieva et Iskenderov	2
	R.jaroschenkoi Gadzhieva et İskenderov	2
	R.mandenovae Gadzhieva	1
	R.zakatalensis Gadzhieva	1
	R.zuvandica Gadzhieva	4
	Rubus hyrcanus Juz.	4
28	*RUBİACEAE* Juss.	
	Asperula azerbaidjanica N.Mam.R.Shach.et Sh.Velib.	1
	A.hirsutiuscula Pobed.	1
	Galium achurense Grossh.	5
	G.atropatanum Grossh.	5
	G.bullatum Lipsky	5
	G.czerepanovii Pobed.	5
	G.kiapazi Manden.	2
	G.lencoranicum A.D.Mikheev.	4
	G.vartanii Grossh.	1
	Rubia transcaucasica Grossh.	1-3
29	*RUTACEAE* Juss.	
	Haplophyllum schelkovnikovii Grossh.	5
30	*SANTALACEAE* R.BR.	
	Thesium maritimum C.A.Mey.	1,3
31	*SCROPHULARİACEAE* Juss.	
	Euphrasia karjaginii Kem.-Nath.,descr.ross.	1
	E.kurdica Kem.-Nath.,descr.ross.	2
	E.nisami Kem.-Nath.,descr.ross.	1,2
	Linaria corrugata Karjag.	1
	L.lenkoranica Kuprian.	4
	Scrophularia hyrcana (Grossh.) Grossh.	4
	S.nachitschvanica Grossh.	5
	S.thesioides Boiss.et Buhse	5
	S.zuvandica Grossh.	4
	Verbascum erivanicum E.Wulf	5
	V.paniculatum E.Wulf	5
	V.stachydiforme Boiss.et Buhse	4
	Veronica albanica C.Koch	1
	V.arceuthobia Woronow	1

Beləliklə, Azərbaycan florasının təhlili nəticəsində burada 31 fəsiləyə, 86 cinsə aid 181 həqiqi endem növlərin olması müəyyən edilir. Bu Azərbaycanın ali bitkilər florasının təxminən 4 faizini təşkil edir (son araşdırmalarla Azərbaycanda 4630 yabanı ali bitki növlərinin olması müəyyən edilmişdir (Əsgərov, 2011)). Əvvəllər (Флора Азербайджана, 1950-1961; Ахундов, 1973; Musayev, 2005) həqiqi endemlər hesab edilən sonradan qonşu ölkələrin ərazilərindən tapılan, eləcə də nomenklatur dəyişmələri nəticəsində 80-dən artıq növlər subendemlər siyahısına daxil edilir. Onların hamısı Azərbaycan ərazisindən təsvir olunmuşlar və areallarının 90 faizə yaxını bizim ərazimizdədir. Onların unikal genofond mənbəyi kimi mühafizə olunması respublikamızın üzərinə düşür. Əlbəttə, gələcək tədqiqatlarla bu rəqəmlər dəyişilə də bilər.

Yuxarıdakı cədvəldə həqiqi endem hesab etdiyimiz bir neçə növ dəqiqləşmə tələb edir. Belə ki, bəzi mənbələrdə onların həmsərhəd ölkələrin ərazilərində tapılmaları göstərilsə də sonralar bu fikirlər öz təsdiqini tapmamışdır. Bu növlər aşağıdakılardır: *Alchimilla raddeana*, *Astragalus karakuschensis, A.chalilovii, A.montis-aquillae, Linum subbiflorum, Colutea komarovii, Verbascum paniculatum, Alchemilla raddeana, Hypericum atropatanum* (Ermənistan); *Astragalus schemachensis, Alcea lenkoranica, Satureja confinis, İris hyrcana, Dactylis hyrcana* (İran); *Scrophularia nachitschvanica, S.thesioides, S.zuvandica* (İran, Türkiyə). Azərbaycan endemlərinin digər həmsərhəd dövlətlərdə (Dağıstan, Gürcüstan və b.) yayılma ehtimalı zəif öyrənilmişdir.

Hal-hazırda endem hesab etdiyimiz bir çox növlər yalnız 1-2 herbari nüsxələrindən məlumdur. Bəzi növlərin hətta tiplərinin harada olması bəlli deyildir. Belə növlərin həqiqi statusu qeyri-müəyyən olaraq qalır. Bu sahədə araşdırmaların və çöl tədqiqat işlərinin aparılmasına böyük ehtiyac vardır.

Endem növlərin fəsilələr üzrə təhlili göstərir ki, ən çox növə malik paxlalılar (*Fabaceae*) fəsiləsi (30 növ), 11-23 növə malik fəsilələr isə - *Lamiaceae, Brassicaceae, Rosaceae, Asteraceae, Poaceae*-dır. Cinslərin spektrində birinci üç yeri *Astragalus* (16), *Trifolium* (6), *Rosa* (6) və *Silene* (6) cinsləri tutur.

ƏDƏBİYYAT

Əsgərov A.M. (2005-2008) Azərbaycanın ali bitkiləri. Bakı, Elm: 1-3.

Əsgərov A.M. (2011) Azərbaycan florasının konspekti. Əlavələr və dəyişikliklərlə (1961-2010). Bakı, Elm: 204 s.

Musayev S.H. (2005) Azərbaycan florasının endemik növlərinin təftişi. Azərb. MEA Xəbərləri (biologiya elmləri seriyası) **1-2**.

Ахундов Ф.Г. (1973) Эндемы флоры Азербайджана. автореферат. докт. биол. наук. Баку, Элм: 44 с.

Конспект флоры Кавказа (2003) СПб.унив. т.1.

Конспект флоры Кавказа (2006) СПб.унив. т.2.

Конспект флоры Кавказа (2008) СПб.унив. т.3.

Флора Азербайджана (1951-1961). Баку, Элм т.т. 1-8.

А.М. Аскеров

Эндемы Флоры Азербайджана

В статье приводятся эндемы флоры сосудистых растений Азербайджана. Установлено, что во флоре республики насчитывают 181 вид эндемов из 86 родов и 31 семейства. По результатам исследований автора более 80 видов исключены из числа настоящих эндемов Азербайджана и отнесены к субэндемам (условным эндемам).

A.M. Askerov

Endemics of Azerbaijan Flora

In this article the endemics of flora of the vascular plants of Azerbaijan are given. It is ascertained that there are 181 species from 86 genus and 31 botanical families of endemics in the flora of Azerbaijan. By the results of explorations of author 80 species are removed from the list of endemics of Azerbaijan and referred to subendemics (conventional endemics).

Duzdağ Fitosenoloji Kompleksində *Salvia limbata* Növünün Populyasiyalarının Qiymətləndirilməsi və Məhsuldarlığı

S.C. İbadullayeva[*]**, N.V. Mövsümova**
*AMEA Botanika İnstitutu, Badamdar şossesi, 40, Bakı, AZ1073;*E-mail: sayyarajamshid@yahoo.com*

Naxçıvan MR Babək rayonunun Duzdağ fitosenoloji kompleksində köbəli sürvə (*Salvia limbata* C.A. Mey.) növünün seçilmiş 9 populyasiyasında yaş (Δ) və effektivlik (*ω*) indeksləri qiymətləndirilmiş, senoloji vəziyyəti, ontogenezdə məhsuldarlığın dinamikası və ehtiyatı öyrənilmişdir. Məlum olmuşdur ki, məhsuldarlıq, əsasən, ontogenezin g_1, g_2 və g_3 fazalarında 6-cı populyasiyada yüksək (94.303-101.979 kg/h), 2, 3, 4, 5 və 7-ci fazalarında orta (49.344-62.503 kg/h), 1, 8 və 9-cu fazalarında isə zəifdir (13.158-44.958 kg/h).

Açar sözlər: *Salvia limbata, senopopulyasiya, yaş indeksi, effektivlik indeksi, bitki ehtiyatı, məhsuldarlıq*

GİRİŞ

Sürvə (*Salvia* L.) cinsi Dalamazkimilər (*Lamiaceae* Lindl.) fəsiləsinin nümayəndələrindən biridir. Cinsin Azərbaycan florasında 27 növü yayılmışdır (Флора Азербайджана, 1957) ki, onlardan 19-na Naxçıvan MR florasında rast gəlinir (Talıbov və İbrahimov, 2008). Bunlar içərisində *S.limbata* dərman və efiryağlı bitki kimi daha maraqlıdır. Bitkinin təkibindən flavonoidlər, üzvi turşular, terpenoidlər və d. bioloji fəal maddələr alınmışdır və tibbidə spazmolitik, bakteriostatik, soyuqdəymə və şiş əleyhinə istifadə edilir (Hsu et al., 1982; Duke et al., 1988).

Azərbaycan florasında yayılan bəzi dərman və efiryağlı bitkilərin senopopulyasiyalarının qiymətləndirilməsi, məhsuldarlıq dinamikasının və ehtiyatının tədarükü üçün fazaların təyin edilməsi, həmçinin onlara təsir edən faktorların müəyyənləşdirilməsinə dair aparılan tədqiqat işlərinin davamı olaraq (Ибадуллаева и др., 2010; Məmmədova və İbadullayeva, 2010), Duzdağ ərazisində yayılan *S.limbata* növünün müasir senoloji vəziyyətinin və ehtiyatının öyrənilməsi, eyni zamanda senopopulyasiyaların (SP) qiymətləndirilməsi ilə illik məhsuldarlığın dinamikasının tədqiq olunması qarşıya məqsəd qoyulmuşdur.

MATERİAL VƏ METODLAR

Tədqiqat işləri 2009-2010-cu illərdə aparılmışdır. Tədqiqatın əsas obyekti Naxçıvan MR Babək rayonunun Duzdağ ərazisində yayılmış *S.limbata* növünün seçilmiş 9 təbii populyasiyasıdır. Formasiya və assosiasiyalar müəyyənləşdirilmiş, ərazilərin layihə örtüyü hesablanmış (Каптен, 1983), bolluğu təyin edilmiş (Drude, 5 ballı şkala) və əldə edilən məlumatlar cədvəl 3-də öz əksini tapmışdır. Bitkinin məhsuldarlığı ümumi qəbul olunmuş metodikalara əsasən öyrənilmişdir (Крылова и Шретер, 1971; Методика определения запасов лекарственных растений, 1986; Зайко и др., 2007). *S.limbata* növünün məhsuldarlığının öyrənilməsi üçün seçilmiş senopopulyasiyaların ərazisi 7 hektardan az olmamışdır. Növün yayıldığı konkret ərazilərdə xüsusi meydançalar işarələnmiş və model nümunələri seçilmişdir (Ведерникова, 2003; Бухашеева и др., 2007). Bitki ehtiyatının hesablanması üçün hər populyasiyadan 15-20 model bitki çıxarılmış və çəkilmişdir. Geobotaniki araşdırmalar zamanı *S.limbata* növünün müasir vəziyyətinin öyrənilməsi və senopopulyasiyalarının qiymətləndirilməsində bir sıra metodikalardan istifadə edilmişdir: fitosenozun yazılışı B.A. Yurseva (Юртцева, 1975), fitosenotik kompleksin adlandırılmasında R.V. Kamelinə (Камелин, 1973) əsaslanılmışdır.

T.A Rabotnovun (Работнов, 1950) və A.A.Uranovun (Уранов, 1975) ontegenezin diskret təsviri konsepsiyasından istifadə etməklə bitki fərdlərində inkişaf mərhələləri xarakterizə olunmuşdur. *S.limbata* növünün ontogenezinin təsviri ontogenetik vəziyyətin formalarına, əsasən, göstərilmişdir. Bitkinin immatur (im), virginil (v), cavan generativ (g_1), orta yaş dövrü (g_2), yaşlı generativ (g_3), subsenil (ss) və senil (s) dövrlərində qeydiyyatı aparılmışdır. Əldə edilən nəticələr χ^2 müqayisə kriteriyası ilə analiz edilmişdir (Ценопопуляции растений, 1976).

Senopopulyasiyaların qiymətləndirilməsi üçün müxtəlif fitosenozlarda 9 populyasiya seçilmiş, ardıcıl və dağınıq üsullarla yerləşmiş meydançalarda və ya qurulmuş transektlər üzrə hesablamalar aparılmışdır. Ontogenezin müxtəlif fazalarından toplanılan materiallar ümumi qəbul edilmiş populyasiyaların tədqiqi metoduna əsasən, öyrənilmişdir (Ценопопуляции растений, 1977). Təcrübə sahələrinin ölçüsü 50x50, sayı 10-dan 150-ə dək

olmuşdur. Sahələrdə tədqiq olunan növlər sayılmış və ontogenetik vəziyyətin spektri tərtib olunmuşdur (Cədvəl 1 və 2).

Bitkinin demoqrafiq strukturunun inteqral xarakteristikasını müəyyən etmək üçün aşağıdakı populyasiya göstəricilərindən istifadə edilmişdir:

1. Yaş indeksi (Уранов, 1975):

$$\Delta = \frac{\sum k_i x n_i}{N}$$

i-ontogenetik vəziyyətin k_i - "qiymət", n_i - fərdlərin sayı, i - populyasiyanın vəziyyəti, N - populyasiyadakı fərdlərin ümumi sayı.

2. Effektivlik indeksi (Животовсий, 2001):

$$\omega = \frac{\sum n_i xe_i}{\sum N_i}$$

n_i - bitkilərin sayı, i - vəziyyəti, e_i - bitkinin effektivliyi.

Cədvəl 1. Ontogenezin strukturası 2009-cu il

SP / Ont. dövr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	∑	%
j	-	-	9	-	-	3	3	2	2	19	4.52
im	-	-	5	3	-	8	3	8	3	30	7.14
v	5	7	10	3	6	15	9	2	7	64	15.24
g_1	3	8	6	5	8	13	7	3	3	56	13.33
g_2	18	14	4	16	12	9	7	5	2	87	20.72
g_3	10	16	2	5	17	26	-	-	-	76	18.1
Ss,s	9	10	17	20	8	12	12	-	-	39	20.96
∑	45	55	53	52	51	86	41	20	17	420	100

Cədvəl 2. Ontogenezin strukturası 2010-cu il

SP / Ont. dövr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	∑	%
j	6	8	4	-	-	5	5	3	2	33	7.65
im	3	5	4	6	-	7	6	5	1	37	8.58
v	5	7	15	5	4	10	5	5	4	60	14
g_1	7	13	13	7	5	14	7	7	3	76	17.63
g_2	9	17	8	11	19	16	7	5	2	94	22
g_3	11	7	5	8	15	28	15	3	5	97	22.5
Ss,s	-	-	2	12	2	13	2	-	3	34	7.88
∑	41	57	51	49	45	93	47	28	20	431	100

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

2 il müddətində *S.limbata* növünün yayıldığı bitkilik tiplərinin (yarımsəhra, dağ-kserofit, bozqır) hər birində transektlər qurulmuş və yarımsəhrada 3, dağ-kserofitdə 4, bozqırda isə 2 populyasiya nişanlanmışdır. Tədqiqatlar iyul ayının 2-ci dekadasında həyata keçirilmişdir.

Tədqiq olunan *S.limbata* növünün bitkilik tipində rolu və fitosenoloji quruluşunun öyrənilməsi nəticəsində məlum olmuşdur ki, Azərbaycan florasında bu bitki, xüsusilə, kserofit ekoloji qrupuna daxil olan bozqır, çəmən, yarımsəhra elementlərindəndir. *S.limbata* növünün bioekoloji xüsusiyyətləri araşdırılarkən, bitkinin Parlaq kallisefallıq, Silindrvari süpürgəgüllük, Sürvəlik, Adi həlməllik, Şişkin poruqluq, Tüklü şiyavlıq, Tikanlı dəvəqıranlıq formasiyalarında daha çox yayıldığı müəyyən edilmişdir.

Cədvəl 3-də növün rast gəlindiyi əsas assosiasiyalarının tərkibi, bolluğu, yayıldığı ərazilər və onların layihə örtüyünün öyrənilməsi nəticələri öz əksini tapmışdır.

Cədvəl 3. *S.limbata* növünün müxtəlif populyasiyalarda fitosenoloji quruluşu (2009-2010)

№	Bitkilik tipi və formasiyalar	Assosiasiyaların tərkibi (əsas növlər göstərilmişdir)	Bitkiliyin layihə örtüyü (%)	Növün bolluğu
I	Yarımsəhra	1 sp: Sirkənli-Sürvəli-kallisefallıq (Callycephalus nitens + Salvia limbata + Atriplex turcomanica)	30	Cop_3
Formasiyalar	1. Parlaq kallisefallıq (*Callycephaleta nitensae*)	2 sp: Köbəli sürvəli - kallisefallıq (Salvia limbata + Camphorosma lessingi)	30	
	2. Silindrvari süpürgəgüllük (*Xeranthemumeta cylindraceaes*)	3 sp: Kuziniyalı - sürvəli -süpürgəgüllük (Xeranthemum cylindraceae + Salvia limbata + Cousinia macroptera)	40	Cop_2
II	Dağ-kserofit	4 sp: Kafirotlu-köbəli sürvəlik (Salvia limbata + Camphorosma lessingi)	30	Cop_2
Formasiyalar	3. Sürvəlik (*Salvieta*)	5 sp: Təmiz sürvəlik (Salvia limbata + Salvia ceratophylla)	40	Soc
	4. Adi həlməllik (*Zygophylleta fabago*)	6 sp: Keçialaçılı - dəvəqıranlı -həlməllik (Zygophyllum fabago+ Reaumuria persica + Atraphaxis spinosa)	50	Cop_3
	5. Şişkin poruqluq (*Stachyeta inflatae*)	7 sp: Tıs-tıslı-kəklikotulu-poruqluq (Stachys inflata + Thymus collinus +Th. kotschyanus + Acantholimon karelinii)	35	
III	Bozqır	8 sp: Kollu-müxtəlifotlu-şiyavlıq (Stipa capillatae + Atraphaxis spinosa + Herbosa)	25	Sol
	6.Tüklü şiyavlıq (*Stipeta capillatae*) 7.Tikanlı dəvəqıranlıq (*Atraphaxeta spinosae*)	9 sp: Xöstəkli - dəvəqıranlıq (Atraphaxis spinosa + Caragana grandiflora)	20	Sp

S.limbata növünün demoqrafiq strukturunun inteqral xarakteristikası müəyyən edilərək, ontogenezinin tərkibi, yaş (böyümə) və effektivlik dərəcəsi öyrənilmiş, SP qiymətləndirilmiş və əldə olunan nəticlər cədvəl 4-də göstərilmişdir.

Cədvəl 4-dən göründüyü kimi populyasiyalarda bitkinin ontogenezinin bütün qruplarına rast gəlinir, lakin 1, 2 və 5-ci populyasiyada yuvenil (j) və immatur (im) fazalarına rast gəlinməmiş, 4 populyasiyanın immatur dövründə, 7-ci populyasiyanın yaşlı generativ (g_3) fazasında, 8 və 9-cu populyasiyalarda isə həm yaşlı generativ, həm də sinil (s) və subsinil (ss) qrupuna aid fərd aşkar edilməmişdir. 3 və 6-ci populyasiyalar tamdır.

Ekoloji sistemin tədqiqi zamanı əsas problemlərdən biri bitki örtüyü ilə mühit faktorları arasında qarşılıqlı əlaqənin təyin edilməsidir. Mühit faktorlarının ontogenezin strukturuna müsbət və ya mənfi təsir etməklə, senopopulyasiyanın qiymətləndirilməsində müxtəlif nəticələr əldə oluna bilər.

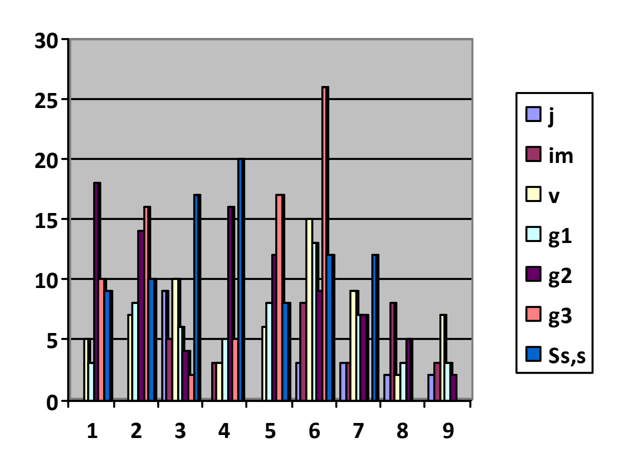
Cədvəl 4. *S.limbata* senopopulyasiyasının (SP) qiymətləndirilməsi

№ SP	SP tipi	Ontogenezin böyümə fazaları, ümumi %-lə							Indekslər	
		j	im	v	g_1	g_2	g_3	ss, s	Δ	ω
8	Cavan	10	40	10	15	25	0	0	0.19	0,28
9		11.76	17.65	41.2	17.65	11.76	0	0	0.16	0,17
2		0	0	12.73	14.55	25.45	29.1	18.2	0.55	0,30
1	Keçid	0	0	11.1	6.7	40	22.2	20	0.41	0,24
5		0	0	11.76	15.7	23.53	33.3	15.7	0.43	0,32
3	Yetişmiş	17.1	9.43	18.87	11.32	7.55	3.77	32.1	0. 46	0,49
7		7.32	7.32	21.95	17.1	17.1	0	29.3	0.56	0,45
4	Tam yetkin	3.5	9.3	17.4	15.119	10.5	30.2	14	0.57	0,52
6		0	5.77	5.77	.62	30.77	9.62	38.46	0.59	0,63

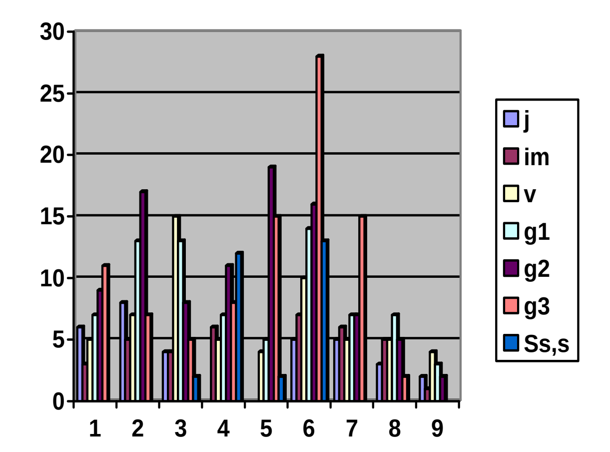
S.limbata növünün ekoloji şəraitdən asılı olaraq dəyişən ontogenezinin dinamikası Şək. 1 və 2-də göstərilmişdir.

Diaqramlardan göründüyü kimi populyasiyalarda ontogenezin ayrı-ayrı mərhələlərində, müxtəlif sayda fərdlərə rast gəlinir. Beləki, 2, 4, 5, 6-cı populyasiyada fərdlərin sayı çoxdur, bunu onunla izah etmək olar ki, həmin populyasiyalarda bitkinin yayıldığı torpağın münbitliyi daha əlverişlidir. Yaş və effektivlik indekslərinin qiymətləndirilməsinə nəzər salındıqda isə aydın olur ki, 2, 8 və 9 SP cavandır ((Δ=0,16-0,55; ω=0,17-0,30), 1, 5 SP keçid yaş dövrünü xarakterizə edir (Δ=0,41-0,43; ω=0,22-0,32), SP 3 və 7 yetkin populyasiyalardır (Δ=0,46-0,56; ω=0,45-0,49), tam yetkin populyasiya 4 və 6 SP ki, burada yaş və effektivlik indeksləri maksimuma çatmışdır (Δ=0,57-0,59; ω=0,52-0,63).

Senopopulyasiyanın strukturunda rast gəlinmiş bu dəyişiklik mikroşəraitin təsiri nəticəsində yaranır. Bu özünü illər üzrə bitkinin məhsuldarlığının öyrənilməsində də aydın göstərir (Cədvəl 5). Yəni 2009-cu ilə nisbətdə 2010-cu ildə yağıntının çox olması bitkinin fitokütləsinə müəyyən qədər müsbət təsir etmişdir.



Şək. 1. *S.limbata* növünün 2009-cu ildə ontogenezin dinamikası.



Şək. 2. *S.limbata* növünün 2010-cu ildə ontogenezin dinamikası.

Cədvəl 5. *S.limbata* növünün ontogenezinin müxtəlif mərhələlərində fitoçəkisi

Ontogenezin mərhələləri	2009-cu ilə görə (yaş çəki, qramla)	2010-cu ilə görə (yaş çəki, qramla)
im	9,5 ± 0.93	11.6 ± 0,52
v	18.77± 3.56	21.36 ± 1.53
g_1	228 ± 37.5	285 ± 21.27
g_2	420.3± 45.3	561 ± 37.33
g_3	261 ± 42.6	381 ± 37.2
ss	55 ± 11.7	72.45 ± 17.2
s	36 ± 11.2	27.47 ± 9.35

Cədvəl 6. *S.limbata* növünün müxtəlif illərdə ehtiyatı (kq/h, yaş çəki ilə)

SP	2009-cu il		2010-cu il	
	Fərdlərn sayı	Bioloji ehtiyatı	Fərdlərn sayı	Bioloji ehtiyatı
1.	45	44.958±4,12	41	51,550±5,14
2.	55	62.503±5,76	57	60,325±6,31
3.	53	55.924±5,23	51	58.117±5,92
4.	52	53.730±5,12	49	57.020±5,56
5.	51	49.344±4,89	45	55.924±5,23
6.	86	101.979±8,45	93	94.303±7,89
7.	41	49.344±4,51	45	44.958±4,23
8.	20	29.606±2,45	27	21.931±2,17
9.	17	13.158±1,57	12	18.641±1,91
Cəmi	420	411,624±40,89	431	462.849±46,67

Tədqiq edilən bitkinin yerüstü hissəsi dərman bitkisi kimi əhəmiyyətli olduğu üçün, ontogenezin g_1, g_2, g_3 fazalarında yerüstü hissənin ehtiyatı öyrənilmişdir (Cədvəl 6).

Məlum olmuşdur ki, ontogenezin g_1, g_2 və g_3 fazalarında yüksək məhsuldarlıq 6-cı populyasiyada (94.303-101.979 kg/h) əldə olunmuşdur. Bu həmin populyasiyanın yaş və effektivlik indekslərinin yüksək olması ilə izah olunur (Δ=0,59; ω=0,63), 2, 3, 4, 5 və 7 orta (49.344-62.503 kg/h), 1, 8 və 9-da isə məhsuldarlıq zəif olmuşdur (13.158-44.958 kg/h). Cədvəldən göründüyü kimi 2009-cu ilə (411,624 kg/h) nisbətdə 2010-cu ildə (462,849 kg/h) bitkinin bioloji ehtiyatı çox olmuşdur. Hesab edirik ki, bu bitki ehtiyatının, bolluğu və məhsuldarlığının ekoloji faktorlara qarşı cavab reaksiyasıdır. 2010-cu ildə mühit faktorları, xüsusilə, yağıntının bolluğu, temperaturun bitkilərin məhsuldarlığına müsbət təsirinin nəticəsidir.

YEKUN

Duzdağ fitosenoloji kompleksində *S.limbata* növünün 9 SP quruluşunun öyrənilməsindən aşağıdakı nəticələr əldə edilmişdir:

1. Tədqiq olunan senopopulyasiyalardan 3-ü cavandır, digərlərinin hər birində 2-SP müşahidə edilmişdir.
2. Ontogenezin g_1, g_2, g_3 fazalarının çox olduğu SP-də məhsuldarlıq daha yüksəkdir.
3. Müxtəlif illərdə *S.limbata* növünün fitokütləsi və bioloji ehtiyatı mikroşəraitin təsirindən asılıdır.

ƏDƏBİYYAT

Duke J., Foster S., Tucker A.O. (1988) Pharmocological value of tropical medicinal plants. Preprint: 156.

Hsu H.-Y., Chen Y.-P., Hong M. (1982) The chemical constituents of oriental herbs. Oriental Healing Arts Inst. Los Angeles, OUP: 154.

Məmmədova Z.Ə., İbadullayeva S.C. (2010) Bəzi fitosenoloji komplekslərdə Zəngəzur pişik-nanəsi növünün senopolulyasiyalarının qiymətləndirilməsi. "İnsan və Biosfer" (MaB, YUNESKO) Azərbaycan Milli Komitəsinin əsərləri. Ekoloji sivilizasiya, davamlı inkişaf, ətraf mühit **6:** 173-177.

Talıbov T.H., İbrahimov Ə.Ş. (2008) Naxçıvan Muxtar Respublikası florasının taksonomik tərkibi. Naxçıvan, Əcəmi: 350.

Бухашеева Т.Г., Санданов Д.В., Асеева Т.А., Чирикова Н.К., Шишмарев В.М. (2007) Возрастная структура ценопопуляций и сырьевая фитомассы *Scutellaria baicalensis (Lamiaceae*) в восточном Забайкалье. Раст. ресурсы **43(4)**: 23-31.

Ведерникова О.П. (2003) Популяционно-онтогенетический подход к оценке состояния биологических ресурсов лекарственных растений в Республике Марий-Эл. Ботанические исследования в Азиатской России, Барнаул **3:** 9-10.

Животовский Л.А. (2001) Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. Экология **1:** 79-81.

Зайко Л.Н., Пименова Р.Е., Масликов В.Ю. (2007) Обзор метода и результатов по изучению лекарственных растений России (По материалом ВИЛАР). Материалы Межд. науч.-прак. конф. Современные проблемы фитодизайна. Белгород: 148-157.

Ибадуллаева С., Мовсумова Н., Сеидов М., Мамедли Т., Шахмуадова М. (2010) Структура ценопопуляций и урожайность вида *Daucus carota* L. *(Apiaceae* Lindl.) во флоре Азербайджана. Растительные ресурсы, Санкт-Петербург **2(3):** 44-49.

Камелин Р.В. (1973) Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средный Азии. Л., Наука: 354.

Каптен Ю.Л. (1983) К методике определения проективного покрытия в флорогенетических исследованиях. Вестн. Ленингр. ун-та **6(3):** 115-116.

Крылова И.Я., Шретер А.И. (1971). Методические указания по изучению запасов дикорастущих лекарственных растений. М., ВИЛАР: 21.

Методика определения запасов лекарственных растений (1986) Москва: 36.

Работнов Т.А. (1950) Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. В кн.: Геоботаника. М.-Л.

Уранов А.А. (1975) Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Науч. докл. высш. шк. (биол.науки) **2:** 7-33.

Флора Азербайджана (1957) **7:** 342-343.

Ценопопуляции растений (основы понятия и структура) (1976) Москва: 215 с.

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) (1977) Москва, Наука: 133 с.

Юртцева Б.А. (1975) Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. Ботан. ж. **60(1):** 69-83.

С.Дж. Ибадуллаева, Н.В. Мовсумова

Оценка и Продуктивность Ценопопуляций Вида *Salvia limbata* в Фитоценологическом Комплексе Дуздаг

В фитоценологическом комплексе Дуздагской области Бабекского района Нахчыванской АР были отобраны 9 популяций. Были оценены ценологическое состояние, индексы возраста (∆) и эффективность (*ω*) вида *S.limbata* C.A. Mey. в этих популяциях. Также были определены ресурсы и динамика продуктивности изучаемого вида в онтогенезе. Было выявлено, что продуктивность данного вида в 6-ой популяции, в фазах онтогенеза g_1, g_2 и g_3, в основном, высокая (94.303-101.979 кг/га); во 2, 3, 4, 5 и 7-ой популяциях была средней (49.344-62.503 кг/га); а в1, 8 и 9-ой популяциях продуктивность была слабой (13.158-44.958 кг/га).

S.J. İbadullayeva, N.V. Movsumova

Evaluation and Productivity of the Cenopopulations of *Salvia limbata* Species in the Duzdag Phytocenological Complex

9 populations from the Duzdag phytocenological complex of Babek region of the Nakhchivan Autonomous Republic have been selected. Cenological state, indices of age (∆) and effectiveness (*ω*) of the *S.limbata* C.A. Mey. species have been evaluated, as well as its resources and dynamics of productivity during ontogenesis have been studied in these populations. It was ascertained that productivity of the species in the 6th population at the g_1, g_2 and g_3 stages of ontogenesis, mainly, was high (94.303-101.979 kg h^{-1}); at the 2nd, 3rd, 4th, 5th and 7th populations it was normal (49.344-62.503 kg h^{-1}); but at the1st, 8th and 9th populations productivity was low (13.158-44.958 kg h^{-1}).

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 112-119 (2011)

Состав и Содержание Свободных Аминокислот в Плодах Некоторых Лекарственных Плодово-Ягодных Растений

Л.А. Шамсизаде, Э.Н. Новрузов*
*Институт Ботаники НАН Азербайджана, *E-mail: eldar_novruzov@yahoo.co.uk*

Впервые исследован качественный состав и количественное содержание свободных аминокислот плодов *Crataegus pentagyna*, *Rosa canina, Rubus caesius, Sorbus aucuparia, Malus orientalis, Prunus spinosa, Cerasus avium, Ribes nigrum, Viburnum opulus, Hippophae rhamnoides, Berberis orientalis,* произрастающих в Азербайджане. Установлено, что в составе свободных аминокислот в зависимости от видовой особенности присутствуют 15-17 аминокислот, из них 7 незаменимые. В плодах исследованных видов содержание свободных аминокислот изменяется от 60,02 до 153,08 мг%. Наибольшее количество накапливается в плодах калины, облепихи, смородины, ежевики, боярышника. Основную часть суммы свободных аминокислот составляют аминокислоты, обладающие положительным фармакологическим действием на сердечнососудистую и нервную систему (метионин, глютамин, глютаминовая и аспарагиновая кислота). Высокое содержание свободных аминокислот в плодах облепихи, калины, смородины, вишни, ежевики по сравнению с другими анализированными видами, позволяет считать их перспективными источниками для получения комплексных препаратов сердечнососудистого и психоневрологического действия.

Ключевые слова: *плоды***,** *ягоды, аминокислоты, хроматография, спектрофотометрия*

ВВЕДЕНИЕ

Аминокислоты, встречающиеся в различных организмах, в том числе и в растениях, чрезвычайно разнообразны. Они являются основным материалом для синтеза белков, ферментов, нуклеиновых кислот, пептидных гормонов, органических кислот, витаминов и других физиологически активных соединений (Кретович, 1986; Березов и др., 2007). Пути вовлечения углерода в обмен азотосодержащих веществ генетически предопределены, что в значительной мере обусловливает количественный состав аминокислот, присущий конкретному виду растений (Измайлов, 1986).

Аминокислоты являются не только структурными элементами белков и других эндогенных соединений, но также имеют большое функциональное значение, например, глютаминовая кислота участвует в белковом и углеродном обмене ацетилхолина, аденазинтрифосфата и переносе иона калия. Метионин участвует в синтезе адреналина, креатина и других биологически важных соединений, активирует действие витаминов (аскорбиновой, фолиевой кислоты и др.), гормонов, ферментов. Глицин улучшает метаболические процессы в ткани мозга при гипоксиях и аритмиях, при железодефицитных анемиях, атеросклерозах (Киселева, 1986). Обладая широким диапазоном фармакологического действия, аминокислоты могут также придавать микроэлементам и другим веществам фармакологически безвредную и легко усвояемую форму, одновременно потенцируя их эффект (Западнюк, 1982; Киселева, 1986). Аспарагиновая кислота улучшает коллатеральное сердечное кровообращение, сердечнососудистый тонус, потенцирует действие микроэлементов Fe, Cu, Zn и др. (Бранги, 1969).

Известно также то, что многие аминокислоты обладают положительным фармакологическим действием и применяются в качестве лекарственных средств (Машковский, 2007). Имеются сообщения об участии аминокислот в процессах нервной регуляции различных функций организма (Ковалев, 1977; Машковский, 2007) и выраженное влияние их на сосудистый тонус (Бранги, 1969; Ковалев, 1977). Например, препарат глицина применяется при комплексной терапии нарушений мозгового кровообращения в острый период ишемического инсульта (Коппи, 1998; Гусев, 1999). Гистидин - при гепатитах, язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки, цистеин - при глазных болезнях, катаракте, просветлении хрусталика (Майчук и др., 1990; Бунин и др., 1990). Церебролизин (сумма аминокислот) – оказывает нейропротекторное, нейротрофическое, нейротропное действие при черепно-мозговой травме, при болезни Альцгеймера (Рощина и др., 1999). В

медицинской практике при различных заболеваниях широко применяются препараты, основным действующим веществом которых являются аминокислоты - вицин, витайодурол, тауфон, гидролизат белков крови крупного рогатого скота, казеина и др. (Бунин и др., 1990; Майчук и др., 1990; Коппи и др., 1998; Машковский, 2007). Известна также роль свободных аминокислот в формировании органолептических свойств плодов и продуктов их переработки (Метлицкий, 1976).

Химический состав и фармакологическое свойство многих лекарственных растений, в том числе плодово-ягодных, исследовано достаточно хорошо (Метлицкий, 1976; Новрузов, 1983, 2010; Киселева, 1985, 1986; Растительные ресурсы СССР, 1985; Новрузов и Шамсизаде, 1985, 2005).

Флора Азербайджана богата различными плодово-ягодными растениями (Флора Азербайджана, 1954), особенно лекарственными. Многие исследователи фармакологическое действие этих растений связывают с наличием в них таких биологически активных веществ, как флавоноиды, антоцианы, каротиноиды, катехины, алкалоиды, глюкозиды и др. Эти вещества в растениях находятся в легко усвояемых организмом комплексах и определенных концентрациях, поэтому показывают высокую физиологическую активность. Но, для большинства используемых в медицине лекарственных растений не известен качественный состав и количественное содержание отдельных аминокислот в сырье и препаратах из него. Поэтому лекарственные растения не рассматриваются в качестве источника легко усвояемых форм аминокислот в комплексе с микроэлементами и другими биологически активными веществами.

Из выше изложенного следует, что в современной медицине для профилактики и лечения многих заболеваний все востребованнее становятся лекарственные средства, содержащие не только вышеперечисленные биологически активные соединения, но и аминокислоты.

Цель настоящей работы – продолжая изучение состава и содержания биологически активных компонентов плодово-ягодных растений, произрастающих в Азербайджане, исследовать качественный состав и количественное содержание свободных аминокислот у некоторых плодово-ягодных лекарственных растений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом исследования служили плоды фармакопейные и не фармакопейные дикорастущие плодово-ягодные растения: *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit (р. *Crataegus* L.), *Rosa canina* L. (р. *Rosa* L.), *Rubus caesus* L. (р. *Rubus* L.), *Sorbus aucuparia* L. = *S.caucasigena* Kom. ex Gatsch. (р. *Sorbus* L.), *Amelanchier rotundifolia* (Lam.) Dum. (р. *Amelanchier* Medik), *Malus orientalis* Uglitzk. (р. *Malus* Hill.), *Prunus spinosa* L. (р. *Prunus* L.), *Cerasus avium* (L.) Moench. (сем.. *Rosaceae* Juss.), *Hippophae rhamnoides* L. (р. *Hippophae* L.), *Sambucus nigra* L. (р. *Sambucus* L.), сем. *Sambucaceae* Botsch. ex Borkh., *Viburnum opulus* L. (р. *Viburnum*, сем. *Vibrionaceae* Rafin.), *Berberis orientalis* Schneid. (р. *Berberis* L., сем.. *Berberidaceae* Juss.), *Ribes niqra* L. (р. *Ribes* L.). Для анализа плоды и ягоды собирали в фазе биологической зрелости, а цветки в начале цветения в 2008-2009 гг. Растительные материалы сразу взвешивали и фиксировали горячим спиртом. Плоды отбирали по стандартной величине, форме и окраске, не поврежденные вредителями и болезнями, не менее 0.3 кг, с 8-10 растений, с различных частей кроны. Извлечение аминокислот из растительных материалов осуществляли по общепринятой методике (Плешков, 1976) с некоторыми изменениями.

Фиксированный растительный материал (5 г) растирали в фарфоровой ступке. Экстракцию свободных аминокислот проводили в соотношении 1:20 с 70%-ным этанолом на водяной бане с обратным холодильником в течение 1 ч. Затем охлаждали до комнатной температуры. Экстракт фильтровали через ватный тампон. Для анализов использовали как исходные фильтрованные вытяжки, так и очищенные от сопутствующих веществ. Очистку проводили ионообменными смолами (КУ-2 в водородной форме). Фильтрат пропускали через колонку со скоростью не больше 5 капель в минуту. После того как весь исходный раствор прошел через колонку, ее промывали водой до полного удаления сахаров и органических кислот. Элюацию аминокислот проводили с увеличивающимися концентрациями HCl (1н, 2,5н, 4н), чтобы разделить аминокислоты на отдельные группы. Полученный элюат выпаривали для удаления HCl. Остаток суммы аминокислот растворяли дистиллированной водой и фильтровали. Для стабилизации к аминокислотному фильтрату добавили кристаллы тимола.

Определение качественного состава аминокислот проводили методом хроматографического разделения на бумаге марки FN 11 и FN 16 в системе н-бутанол - уксусная кислота-вода (4:1:2) в присутствии чистых аминокислот (свидетелей). При двумерной хроматографии использовали н. бутанол, насыщенный водой, а камеры насыщали аммиаком. Для проявления хроматограммы, обрабатывали 0,2%-ным спиртовым раствором нингидрина и нагревали при

100°С в течение 5 минут. Идентификацию аминокислот проводили путем сравнения со свидетелями. Количественное содержание отдельных аминокислот определяли фотоэлектрокалориметрически в приборе КФК-2 при 570 нм. Расчет проводили по стандартной кривой лейцина. В качестве стандарта использовали смесь, состоящую из 17 аминокислот.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что кроме аминокислот в спиртовый экстракт переходят сахара, пигменты, минеральные вещества и др. Эти соединения препятствуют четкому разделению аминокислот на хроматограммах и одновременно влияют на ход количественного определения отдельных компонентов. В результате сравнительного хроматографического анализа исходной спиртовой вытяжки аминокислот и очищенного элюата, пропущенного через ионообменную колонку, было установлено, что в присутствии этих веществ, аминокислоты во всех использованных системах растворителя имели значительно пониженные Rf (Таблица 1). Это свидетельствует о том, что при хроматографических исследованиях экстракты должны обязательно пропускаться через ионообменный адсорбент.

Сравнительный хроматографический анализ качественного состава и количественного содержания спиртовых экстрактов, полученных из плодов исследованных плодово-ягодных растений, показал, что они богаты как качественным составом, так и содержанием свободных аминокислот (Таблица 2). Из данных таблицы 2 следует, что в плодах использованных видов присутствуют 17 аминокислот, из них 7 аминокислот относится к незаменимым.

Из выявленных аминокислот лизин, лейцин, аланин, цистеин, тирозин в плодах *Rosa canina, Rubus caesius, Sorbus aucuparia, Amelancier rotundifolia, Malus orientalis, Prunus spinosa, Cerasus avium, Berberis orientalis, Ribes nigrum* присутствуют в количестве следов. Только гистидин отсутствует у 5 видов: *Crataegus pentagyna, Rosa canina, Sorbus aucuparia, Malus orientalis, Cerasus avium.* Наиболее полный набор аминокислот обнаружен в плодах боярышника, бузины, облепихи (по 16 аминокислот), в плодах шиповника, рябины, барбариса – по 15 аминокислот. Самый наименьший набор аминокислот обнаружен в плодах калины.

По сравнению качественного состава общее содержание свободных аминокислот в плодах исследованных видов колеблется в довольно широких пределах (от 60,02 до 153,08 мг%). Наибольшее количество суммы аминокислот обнаружено в плодах *Viburnum opulus (*153,08 мг%), а наименьшее - *Prunus spinosa* (60,02 мг%). Виды, относящиеся к различным семействам, также отличаются по содержанию свободных аминокислот. Содержание аминокислоты наиболее равномерно распределено в плодах сем. *Rosaceae* Jus.

Таблица 1. Влияние полисахаридов и других веществ на хроматографическую подвижность свободных аминокислот *Crataegus pentagyna*

Аминокислоты	R_f стандартов	ПЛОДЫ		СОК	
		R_f до очистки	R_f после очистки	R_f до очистки	R_f после очистки
Лизин	0,16	0,07	0,16	0,09	0,16
Гистидин	0,17	0,08	0,16	0,11	0,17
Аргинин	0,18	0,09	0,17	0,12	0,18
Серин	0,32	0,11	0,32	0,19	0,31
Аспарагиновая кислота	0,33	0,12	0,33	0,2,	0,33
Глицин	0,34	0,14	0,34	0,22	0,34
Треонин	0,36	0,17	0,36	0,24	0,36
Глютаминовая кислота	0,37	0,18	0,37	0,25	0,37
Аланин	0,40	0,20	0,39	0 27	0,39
Пролин	0,50	0,24	0,50	0,29	0,49
Валин	0,56	0,27	0,55	0,31	0,55
Метионин	0,58	0,28	0,58	0,33	0,58
Триптофан	0,62	0,31	0,62	0,35	0,62
Изолейцин	0,68	0,34	0,67	0,36	0,66
Лейцин	0,72	0,36	0,72	0,38	0,72
Фенилаланин	0,66	0,32	0,65	0,32	0,66
Цистеин	0,13	0,04	0,12	0,05	0,12

Таблица 2. Состав и содержание свободных аминокислот плодов некоторых плодово-ягодных лекарственных растений (мг на 100 г сухого веса)

Виды	*Crataegus pentagyna*	*Rosa canina*	*Rubus caesius*	*Sorbus aucuparia*	*Amelanchier rotundifolia*	*Malus orientalis*	*Prunus spinosa*	*Cerasus avium*	*Hippophae rhamnoides*	*Sambucus nigra*	*Berberis orientalis*	*Ribes nigrum*	*Viburnum opulus*
Аминокислоты													
Незаменимые													
Валин	3,12	5,33	2,79	1,78	3,97	1,48	2,90	1,87	4,74	4,63	2,73	6,75	8,20
Метионин	5,70	4,46	6,32	3,47	6,22	4,75	5,20	8,11	5,18	7,51	6,57	11,17	-
Лизин	0,39	1,18	Следы	0,33	0,73	следы	1,93	следы	4,78	9,57	следы	следы	7,65
Изолейцин	1,35	2,35	2,01	1,45	1,96	1,45	3,07	2,30	0,63	2,57	2,17	3,70	5,51
Лейцин	0,59	1,07	1,79	1,37	2,33	0,94	следы	1,35	3,18	3,10	0,18	1,49	3,07
Треонин	6,75	4,38	8,35	6,30	6,89	7,33	6,12	7,51	6,95	10,23	9,53	8,81	2,60
Фенилаланин	2,65	5,53	7,13	5,37	1,74	2,70	3,04	4,39	4,82	2,27	5,21	7,93	-
Сумма	20,55	21,95	28,39	20,07	23,84	18,65	19,19	25,53	30,07	39,88	26,39	39,85	27,03
Заменимые													
Аргинин	4,61	9,17	6,97	2,97	5,01	6,71	3,17	5,31	2,93	9,61	2,01	3,97	8,50
Аспарагиновая кислота	7,83	6,73	9,31	8,40	9,17	7,35	5,48	9,21	35,42	16,75	5,78	6,87	8,10
Глютаминовая кислота	6,43	9,17	11,30	7,02	7,02	5,41	10,07	6,97	8,84	4,85	8,93	11,51	21,81
Глицин	5,07	8,85	6,75	7,81	6,34	5,37	4,69	3,75	3,11	0,17	5,01	7,39	3,75
Аланин	11,45	следы	13,79	15,12	следы	0,65	следы	следы	4,98	8,75	3,94	следы	37,22
Серин	10,98	10,03	12,51	9,79	11,93	10,25	8,57	5,74	4,62	61,3	9,73	8,61	14,93
Цистеин	0,37	следы	0,93	следы	1,44	1,03	0,72	7,41	следы	-	0,74	-	-
Тирозин	0,07	1,48,	следы	1,33	2,05	2,17	1,17	следы	2,19	7,81	следы	следы	-
Пролин	10,06	6,79	0,97	2,17	8,91	3,21	3,20	6,83	6,24	8,04	6,27	5,37	8,20
Гистидин	-	-	следы	-	1,39	-	3,76	-	1,56	6,31	2,31	2,50	3,41
Сумма	56,87	52,21	62,33	44,61	51,21	42,15	40,83	45,22	69,89	116,29	44,72	46,22	126,05
Общая сумма	77,42	74,16	72,92	68,68	75,05	60,08	60,02	70,75	99,96	76,41	67,11	86,07	153,08

Среди исследованных видов из сем. *Rosaceae,* содержание аминокислот изменяется в пределах от 60,02 до 77,42 мг%. Наибольшее количество накапливается в плодах официально фармакопейного растения *Crataegus pentagyna* (77,42 мг%), *Rosa canina* (74,16 мг%) и лекарственного, но не фармакопейного вида *Amelanchier rotundifolia* (65,05 мг%). При сравнении, содержание суммы свободных аминокислот плодов исследованных видов, относящихся к различным семействам, выявлена тенденция, что виды, имеющие сочный плод (ежевика, облепиха, барбарис, калина, смородина и бузина), по сравнению с другими плодами содержат большое количество свободных аминокислот.

В настоящее время из растительных источников выделено более 300 свободных аминокислот и продукты их метаболизма. Часть из них образуется в организме человека и называется заменимыми: α-аланин, аспарагин, аспарагиновая кислота, глицин, глютамин, глютаминовая кислота, пролин, серин, тирозин, аргинин, гистидин, цистеин, а остальные – валин, лейцин, изолейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин организмом не синтезируются, поступают в организм с пищей и относятся к незаменимым аминокислотам. Выдающийся русский биохимик В.Л.Кретович (1986) пишет, что белки, в составе которых отсутствует хотя бы одна из этих кислот, рассматриваются как неполноценные.

Результаты проведенных анализов, представленные в таблице 2 показывают, что из плодов 13 исследованных видов, в 10 видах присутствует 7 незаменимых аминокислот. Содержание незаменимых аминокислот в плодах исследованных видов колеблется от 18,65 мг% до 39,88 мг%. Наибольшее количество обнаружено в плодах *Sambucus nigra, Ribes nigrum* (39,88 и 39,85 мг%). Виды, относящиеся к сем. *Rosaceae*, по содержанию незаменимых аминокислот мало отличаются и содержание их изменяется в пределах от 18,65 до 28,39 мг%. Наибольшее количество незаменимых аминокислот отмечено в плодах *Rubus caesius, Cerasus avium* (28,39 и 25,53 мг%, соответственно). Плоды видов сем. *Rosaceae*, по сравнению с плодами видов рода *Hippophae, Sambusus, Berberis*, *Ribes* и *Viburnum* содержат намного больше незаменимых аминокислот, резко отличающихся друг от друга. Среди родов наибольшим количеством незаменимых аминокислот отличаются плоды видов *Sambucus nigra* и *Ribes nigrum.*

По сравнению с незаменимыми аминокислотами количество заменимых аминокислот в плодах исследованных видов накапливается в 2 раза больше. Содержание заменимых аминокислот в зависимости от видовой и родовой особенности изменяется в пределах от 40,83 до 126,05 мг%. Наибольшее количество заменяемых аминокислот отмечено в плодах облепихи, бузины, калины (69,89; 76,41 и 126,03 мг%, соответственно), а наименьшее - в плодах *Prunus spinosa* (40,83 мг%).

При изучении аминокислотного состава лекарственных плодово-ягодных растений особый интерес представляют аминокислоты, обладающие положительным фармакологическим действием на сердечнососудистую систему, такие как метионин, глютамин, лейцин, глютаминовая и аспарагиновая кислоты (Машковский, 2007). Все эти аминокислоты присутствуют в плодах исследованных видов. Препарат метионина применяется для стимулирования сердечной деятельности (Бранги, 1969), а также для профилактики атеросклероза, лечения цирроза печени, сахарного диабета и при железодефицитных анемиях (Машковский, 2007). Метионин и лейцин непосредственно влияют на сократительную функцию миокарда (Бурчинский и др., 1976). Содержание метионина, обладающего инотропным эффектом (Бунин и др., 1990) в плодах исследованных видов варьирует от 3,47 до 11,17 мг%. Плоды всех исследованных видов можно отнести к богатым метионином растениям. Аналогичный положительный инотропный эффект обнаружен также для лейцина.

Глютаминовая кислота является одной из важнейших аминокислот, которые участвуют в белковом и углеродном обмене, стимулирует окислительные процессы, способствует обезвреживанию и выведению из организма аммиака, повышает устойчивость организма к гипоксии. Препарат глютамина применяется при лечении заболеваний ЦНС (при эпилепсии, психозах, депрессии, церебральном атеросклерозе, туберкулезном менингите). Содержание глютаминовой кислоты в плодах исследованных видов варьирует в пределах от 5,41 до 21,81 мг%. Наибольшее количество сосредоточено в плодах калины, смородины и шиповника (21,81; 11,51 и 11,30 мг%, соответственно).

Представляет интерес присутствие в плодах изученных видов гистидина и треонина, выполняющих в организме человека синтез белков, играющий роль в транспорте меди (Ноздрюхина и др., 1980). Медь необходима для коррекции нарушения микроэлементного обмена при лечении сердечнососудистых заболеваний. В плодах и цветках накапливается достаточное количество меди (Метлицкий, 1976; Киселева, 1986) и, причем находится в биологически доступной и легко усвояемой человеческим организмом форме (Ноздрюхина и др., 1980). Проведенные

исследования позволили установить, что содержание треонина в плодах исследованных видов колеблется от 2,60 до 11,23 мг%. Наибольшее количество треонина накапливается в плодах бузины (11,33 мг%) и рябины (10,30 мг%), а наименьшее - в плодах калины (2,60 мг%).

Очень ценным можно считать присутствие фенилаланина в изученных видах. Как известно, тирозин и фенилаланин являются исходным соединением при биосинтезе флавоноидов в растениях (Кретович, 1986). Содержание фенилаланина в исследованных плодах изменяется от 1,74 до 7,93 мг%. Плоды боярышника по сравнению с плодами других исследованных видов содержат меньшее количество фенилаланина. Фармакологическими исследованиями доказано, что антиаритмическая активность препаратов боярышника связана с высоким содержанием в них флавоноидов (Киселева, 1976). Низкое содержание фенилаланина в плодах боярышника, по-видимому, связано с участием его в биосинтезе флавоноидов.

Как известно, лизин является основной аминокислотой, лимитирующей питательную ценность многих растительных белков. Кроме плодов облепихи и бузины (4,87, 9,57 мг% соответственно), во всех исследованных плодах содержание их очень низкое.

Большое внимание обращает также высокое содержание аспарагиновой кислоты в плодах исследованных видов (от 5,48 до 35,42 мг%), предшественника лизина. Аспарагиновая кислота также является донором аминогрупп на пути биосинтеза заменимых аминокислот. Наибольшее количество аспарагиновой кислоты присутствует в плодах облепихи (35,42 мг%).

Аминокислоты являются не только структурными элементами белков и др. эндогенных соединений, но и имеют большое функциональное значение, например глютаминовая, аспарагиновая кислоты, глицин, таурин и др. выступают в качестве медиаторных веществ, фенилаланин, тирозин - предшественники в биосинтезе дофомина, норадреналина, триптофан-серотонина, гистидин-гистамина и др. Все эти аминокислоты, кроме таурина, присутствуют в плодах исследованных видов.

Очень ценным свойством плодов исследованных видов является содержание в наибольшем количестве незаменимых аминокислот. Как известно, растения осуществляют первичный синтез белка и служат основным источником белкового питания. В ходе эволюции животные и человек утратили способность синтезировать углеродные цепи ряда кетокислот, соответствующих незаменимым аминокислотам. С этой точки зрения, к числу выше названных незаменимых аминокислот можно отнести тирозин, который образуется непосредственно из фенилаланина и цистеина, при синтезе которого сера поступает только от метионина.

Таким образом, проведенные исследования о качественном составе и количественном содержании свободных аминокислот некоторых плодово-ягодных лекарственных растений позволили установить, что при комплексном лечении сердечнососудистых, неврологических и других заболеваний в качестве лечебного средства можно использовать плоды исследованных видов в качестве источника аминокислот в виде настоя, экстракта или отвара.

ВЫВОДЫ

1. Впервые исследован качественный состав и количественное содержание свободных аминокислот плодов *Crataegus pentagyna, Rosa canina, Rubus caesius, Sorbus aucuparia, Malus orientalis, Prunus spinosa, Cerasus avium, Hippophae rhamnoides, Berberis orientalis, Ribes nigrum, Viburnum opulus,* произрастающих в Азербайджане.
2. Установлено, что в составе свободных аминокислот в зависимости от видовой особенности присутствуют 15-17 аминокислот, из них 7 незаменимые, 10 заменимые аминокислоты.
3. В плодах исследованных видов содержание свободных аминокислот изменяется в пределах от 60,02 до 153,08 мг%. Наибольшее количество аминокислот накапливается в плодах калины, облепихи, смородины, ежевики, боярышника.
4. Основную часть суммы свободных аминокислот составляют аминокислоты, обладающие положительным фармакологическим действием на сердечнососудистую и нервную систему (метионин, глютамин, глютаминовая и аспарагиновая кислоты).
5. Высоко содержание свободных аминокислот в плодах облепихи, калины, смородины, вишни, ежевики по сравнению с другими анализированными видами. Это позволяет считать их перспективными источниками для получения комплексных препаратов сердечнососудистого и психоневрологического действия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березов Т.Т., Коровкин Б.Ф. (2007) Биологическая химия. К.-М.: 704 с.

Бранги Т.А. (1969) К вопросу о механизмах, усиливающих влияние аминокислот на сократительную способность миокарда. Вопросы

фармакологической регуляции деятельности сердца. М.: 84-85.

Бунин А.Я., Ермаков В.Н., Бабижаева М.А. (1990) Результаты сочетанного применения тауфона и тимола при лечении больных открыто угольной глаукомой. Вест. офтольмол. **4:** 9-14.

Бурчинский С.Г., Гороховский А.М. (1976) Влияние аминокислот на фармакологические эффекты холиномиметиков. Врачебное дело, **3(12):** 78-79.

Гусев Е.И., Скворцова В.И., Комисарова И.О. (1999) Нейропротекторное действие глицина в остром периоде ишемического инсульта. Ж. неврологии и психиатр. **2:** 12-20.

Западнюк В.И., Купраш Л П., Зника М.У. и др. (1982) Аминокислоты в медицине. Киев: 58-151.

Измайлов С.Ф. (1986) Азотный обмен в растениях. Наука, М.: 370 с.

Ковалев В.Г. (1977) Нейроактивные аминокислоты и регуляция кровообращения. Сбор научных трудов (Волгоградский Медицинский институт). Волгоград **30(3):** 13-30.

Коппи С., Баралин Г.С. (1988) Применение цироболизина в терапии ишемического инсульта. Ж. Неврол. и психатр. **2:** 43-46.

Киселева Т.Л. (1985) Изучение антиаритмической активности препаратов боярышника. Актуальные проблемы профилактики, диагностики и лечения сердечнососудистых заболеваний (Тезисы докл. Всесоюзн. конф. молодых ученых), М.: 63 с.

Киселева Т.Л. (1988) Изучение химического состава видов боярышника и разработка показателей качества сырья. Автореф. канд. дис. М.: 21 с.

Кретович В.Л. (1986) Биохимия растений. М.: 501 с.

Майчук Ю.Ф., Орловская Л.Е., Ярцев Е.И. (1990) Тауфон в лечении трофических поражений переднего отдела глаза. Э.И. Новые лекарственные препараты **2:** 8-10.

Машковский М.Д. (2007) Лекарственные средства. М.: 1206 с.

Метлицкий Л.В. (1976) Основы биохимии плодов и овощей. М.: 25-36.

Новрузов Э.Н. (1983) Химический состав плодов дикорастущих плодовых и ягодных растений Азербайджана. Растит. Ресурсы **19(1):** 89-92.

Новрузов Э.Н. (2010) Пигменты репродуктивных органов растений и их значение. Баку: 308 с.

Новрузов Э.Н., Шамсизаде Л.А. (1985). Химический состав плодов некоторых видов *Rubus* L. флоры Азербайджана. Растит. Ресурсы **21(3):** 343-346.

Новрузов Э.Н., Шамсизаде Л.А. (2005) Биохимическая характеристика плодов видов *Rosaceae* L., произрастающих на Большом Кавказе (в пределах Азербайджанской Республики). Изв. НАНА (серия биол. наук) **1-2:** 72-83.

Ноздрюхина Л.Р., Гринкевич Н.И. (1980) Нарушение микроэлементного обмена и пути его коррекции. М.: 280 с.

Плешков Б.П. (1976) Практикум по биохимии растений. Колос, М.: 256 с.

Рощина И.Ф., Кольхалов И.В., Селезнева И.Д. и др. (1999) Влияние церебролизина на эффективность последующей терапии амиридином больных с болезнью Альцгеймера. Журн. Неврол. и Психиатр. **2:** 43-46.

Растительные ресурсы СССР (1985): 460 с.

Флора Азербайджана (1954) т. 5.

L.Ə. Şəmsizadə, E.N. Novruzov

Bəzi Dərman Əhəmiyyətli Meyvə-Giləmeyvə Bitkiləri Meyvələrində Sərbəst Amin Turşularının Tərkibi və Miqdarı

İlk dəfə olaraq Azərbaycanda yayılmış *Crataegus pentagyna, Rosa canina, Rubus caesius, Sorbus aucuparia, Malus orientals, Prunus spinosa, Cerasus avium, Hippophae rhamnoides*, *Berberis orientalis, Ribes nigrum, Viburnum opulus* növlərinin sərbəst amin turşusu tərkibi kəmiyyət və keyfiyyətcə tədqiq edilmişdir. Tədqiq edilmiş növlərin meyvələrində 15-17 amin turşusu aşkar edilmişdir. Onlardan 7-si əvəzolunmayan amin turşularıdır. Meyvələrdə sərbəst amin turşularının miqdarı növ mənsubiyyətindən asılı olaraq 60,02 mq%-dən 153,08 mq% arasında dəyişilir. Çaytikanı, başınağacı, qarağat və böyürtkan meyvələri amin turşuları ilə zəngindir. Sərbəst amin turşuları cəminin əsas hissəsini ürək-damar və sinir sistemi xəstəliklərinin müalicəsində farmakoloji təsirə malik olan metionin, qlisin, qlütamin və asparagin turşuları təşkil edir. Tərkibində yüksək miqdarda amin turşuları saxlayan yemişan, çaytikanı, böyürtkan, başınağacı, albalı, qarağat meyvələri ürək-damar, əsəb sistemi xəstəliklərinin müalicəsi üçün kompleks preparatların alınması mənbəyi ola bilər.

L.A. Shamsizade, E.N. Novruzov

Composition and Maintenance of Free Amino Acids in Fruits of Some Medicinal Fruit and Berry Plants

The qualitative composition and quantitative maintenance of free amino acids of fruits of the *Crataegus pentagyna, Rosa canina, Rubus caesius, Sorbus aucuparia, Malus orientalis, Prunus spinosa, Ribes nigrum, Viburnum opilus, Cerasus avium, Hippophae rhamnoides, Berberis orientalis* species growing in Azerbaijan has been investigated for the first time. It is established that in content of free amino acids depending on species type there are 15-17 amino acids, from them 7 are essential. In fruits of the studied species the maintenance of free amino acids ranges from 60.02 to 153.08 mg%. The greatest quantity of amino acids accumulates in fruits of guilder-rose, seabuckthorn, currant, blackberry and hawthorn. The basic parts of the sum of free amino acids include amino acids which have positive pharmacological effect on cardiovascular and nervous systems (methionine, glutamine, glutamic and aspartic acids). The high maintenance of free amino acids in fruits of sea-buckthorn, guilder-rose, currant, cherry and blackberry in comparison with others analyzed species allows to consider their as perspective sources for reception of complex preparations with cardiovascular and psychoneurological effects.

Beşyuvalı Yemişanın (*Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit.) Morfoloji-Anatomik Quruluş Xüsusiyyətləri

E.İ. Məmmədov, V.S. Novruzov*, T.Y. Abbasova
*Gəncə Dövlət Universiteti, Ş.İ.Xətai pr.187, Gəncə 2000, Azərbaycan, *E-mail:vnovruzov@rambler.ru*

Məqalədə Azərbaycan florasında geniş yayılmış dərman əhəmiyyətli beşyuvalı yemişanın (*Crataegus penagyna* Waldst. et Kit.) müqayisəli morfoloji-anatomik quruluş xüsusiyyətləri haqqında məlumat verilir. Tədqiqatlar nəticəsində gövdə, yarpaq, saplaqda aşkar olunan ötürücü topalar, onların quruluşu, forması, yerləşməsi, özəkdə ehtiyat qida maddələrinin toplandığı yerliklər diaqnostik əhəmiyyət kəsb edir. İlk dəfə aşkar olunan nişanələr və digər məlumatlar Azərbaycanın Milli florasının tərtibində istifadə oluna bilər.

Açar sözlər: *beşyuvalı yemişan, gülçiçəklilər fəsiləsi, ötürücü topalar, çəpərvari parenxim, süngərvari parenxim, qabıq parenximi*

GİRİŞ

Beşyuvalı yemişan (*Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit.) - gülçiçəklilər fəsiləsindən (*Rosaceae* Juss.) alçaq-boylu ağac və ya tikanlı kol bitkisidir (Şək. 1).

Avrasiya və Şimali Amerikanın mülayim və subtropik iqlim vilayətlərində, yabanı halda 200-dək, Avropada 50, Qafqazda 14, Azərbaycanda isə 9-dan artıq növü yayılmışdır. Göstərilənlərdən əlavə AMEA Nəbatat bağında yemişanın 9 növü introduksiya edilmişdir (Флора Азербайджана, 1954; Dəmirov və Şükürov, 1976 və b.)

Azərbaycanda əsasən beşyuvalı yemişanın çiçək və meyvələri tədarük edilir. Beşyuvalı yemişanın gövdəsi boz qabıqlı, 5-10 mm uzunluğunda nazik tikanlıdır. Budaqları da nazik tikanlı, növbəli düzülən yarpaqları ləlәkvari, 3-7 dilimli və ya bölümlüdür. Yarpaqların kənarı dişlidir, yarpaqların qaidəsi ellipsvari olub, üst tərəfi tünd yaşıl rənglidir. Ağ rəngli nəzəri cəlb edən ətirli çiçəkləri vardır. Çiçəklər qalxanşəkilli çiçək qrupunda toplanır. Kasa yarpaqlarının xarici səthi tüklüdür, ucu sivridir. Kasacıq yarpaqları tökülmür, meyvənin yanında qalır. Ləçəkləri ağdır, 11-13 mm uzunluğundadır. Yumurtalıq meyvə yarpağından təşkil olunmuşdur. Uzunsov, kürəşəkilli giləmey-vəyə oxşayan, ətli-şirəli meyvələri olur. Yetişdikdə qırmızı rəngə boyayan meyvə-lərinin içərisində açıq-sarı rəngli toxumlar yerləşir. 3-5 hamar çəyirdəyi var. Meyvəsi azca büzüşdürücü xüsusiyyəti malikdir. Tərkibi üzvi turşular və vitaminlərlə zəngindir. May-iyun aylarında çiçək açır, avqust-sentyabr aylarında meyvələr yetişir (Флора Азербайджана, 1954; Жизнъ растений, 1981).

Azərbaycanda yabanı halda Samur-Dəvəçi ovalığında, Böyük Qafqazda (Quba-Qusar rayonlarının orta dağ meşələrində və maili yamaclarda), Kiçik Qafqazda (Gədəbəy, Şəmkir, Daşkəsən, Göy-Göl rayonlarında), Naxçıvan MR-ım Biçənək meşə massivində, Lənkəranın dağ meşəliklərində ovalıqdan başlayaraq orta dağ qurşağına kimi geniş yayılmışdır.

Yemişanın budağında, yarpağında, çiçəyində və meyvələrində bir sıra bioloji fəal maddələr - xolin birləşmələri, saponinlər, flavanoidlər, vitaminlər, üzvi-turşular, şəkərlər, toxumunda - amiqdalin qlikozidi, piyli yağ və s. toplanır.

Yemişan qədimdən elmi və xalq təbabətində ürək fəaliyyətinin funksional pozulmalarında, hipertoniya xəstəliyində, stenokordiyada, langionevrozlarda, klimakterik nevrozlarda, yuxusuzluqda, fiziki və zehni yorğunluqda, mədə və öd iltihabının aradan qaldırılmasında, həmçinin təzə dərilmiş meyvələrindən ana südünün miqdarının artırılmasında və keyfiyyətinin yaxşılaşdırılmasında, canlı hasarların çəkilməsində, bəzək bağçılığında, su ehtiyatlarının qorunmasında, nadir quş növlərinin yemləndirilməsində və s. istifadə edilir (Dəmirov və Şükürov, 1976; Göyüşov, 1992).

Yemişan bitkisinin qurudulmuş çiçəkləri və meyvələri çay kimi dəmlənib, ürək ağrıları zamanı və qan təzyiqi yüksək olanda istifadə edilir (Атлас лекарственных растений СССР, 1962; Hüseynov, 1965).

Yemişanın meyvələrindən Çində - cem, mürəbbə, meyvə şirəsi, alkoqol və digər içkilər, Cənubi Koreyada - likyor, souslar, Meksikada - konfetlər, ABŞ-da-mürəbbələr, Kanadada - salat və s. hazırlanır.

Respublikamızda bitən Yemişan cinsi növlərinin ilk dəfə elmi əsaslarla prof. D.Y. Hüseynov öyrənmişdir (1965).



Şək. 1. Beşyuvalı yemişan (*Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit.): A - çiçək açmış zoğun görünüşü: 1 - çiçəyin uzununa kəsiyi, 2 - meyvə, 3 - toxum, 4 - toxumun uzununa kəsiyi.

MATERİAL VƏ METODLAR

Tədqiqat materialı Kiçik Qafqazın (Göy-Göl, Daşkəsən və Gədəbəy rayonlarının) dağlıq və dağətəyi zonalarında geniş yayılmış və bu ərazidə yaxşı uyğunlaşmalar qazanmış beşyuvalı yemişan (*Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit.) bitkisidir.

Bitkinin təyinatında A.A. Qrossheym «Флора Кавказа» və «Флора Азербайджана»-dan istifadə edilmişdir (1939-1967; 1954).

Tədqiqat üçün materiallar (Yarpaq, saplaq, gövdə və kök) əsasən çiçəklənmə fazasında dağlıq, dağətəyi zonada təbii şəkildə yayılmış bitki nümunələrindən götürülmüşdür. Götürülmüş nümunələrdən həm herbarilər hazırlanmış, həm də anatomik tədqiqatların aparılması üçün 70% spirtdə fiksə edilmişdir. Həm təzə, həm də spirtə qoyulmuş materiallarda müvəqqəti və daimi preparatlar hazırlanmışdır. Preparatlar ümumi qəbul olunmuş anatomik metodlar (Metcalfe, 1950; Əliyev, 1993) əsasında hazırlanmışdır. Kəsiklər safraninlə, flüoroqlyümsinin spirtdə məhlulu ilə və son olaraq xlorid turşusunda yod, kalüum-yod ilə və sudan III-ün spirtdə məhlulu ilə rənglənmişdir.

Bitkinin vegetativ orqanlarını morfoloji xüsusiyyətlərini "MBC-2" binokulyar lupasının köməyi ilə, hazırlanmış preparatlar isə "MBİ-3" və "Biolam" mikroskoplarında tədqiq olunmuşdur. Anatomik şəkillərin çəkilməsində "RA-4" şəkil aparatından istifadə edilmişdir.

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

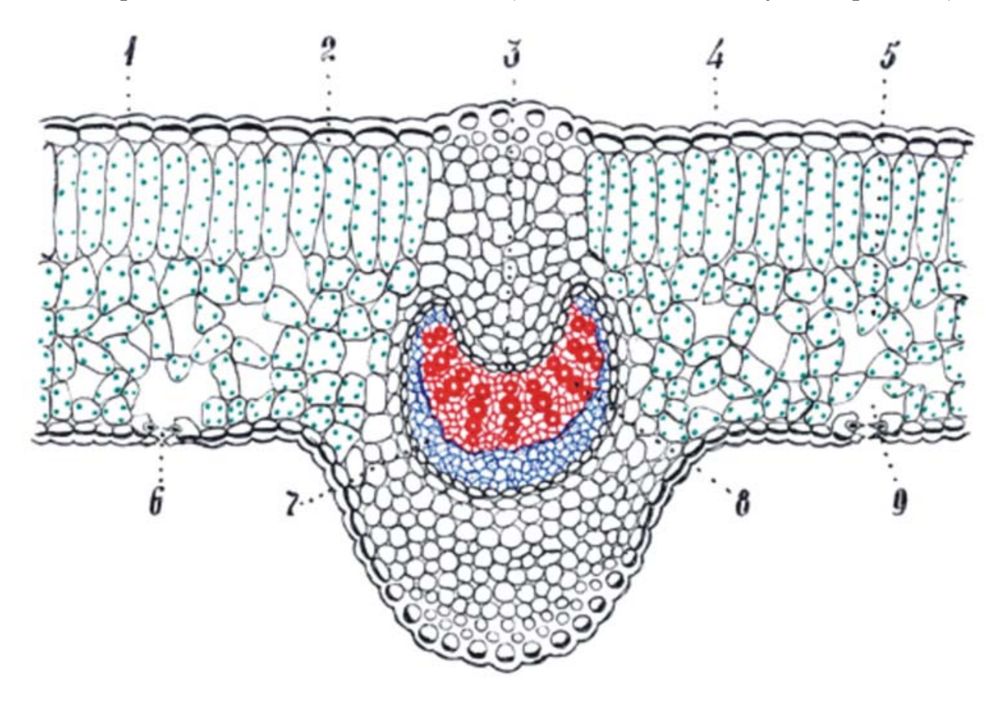
Ədəbiyyat məlumatları, çöl tədqiqatları və şəxsi müşahidələrimiz nəticəsində Kiçik Qafqazın dağlıq və dağətəyi zonasında dərman bitkisi kimi perspektiv əhəmiyyət kəsb edən beşyuvalı yemişan (*Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit.) bitkisinin geniş yayılması aşkar olunmuşdur (Abbasova, 2009).

İlk dəfə olaraq bitkinin müqayisəli morfoloji-anatomik quruluş xüsusiyyətləri öyrənilmişdir.

Yarpaq. İlk dəfə olaraq anatomik tədqiqatlar

nəticəsində müəyyən edildi ki, yarpaq eninə kəsikdə dorzoventral quruluşludur (Şək. 2). Hər iki səthdən kutikul ilə örtülmüşdür. Dəricik bir qat hüceyrədən təşkil olunmuşdur. Üst dəricik hüceyrələri həcmcə iri olub, xarici qlafları qalınlaşmışdır, kutikulla birlikdə dəricik hüceyrəsinin 35-40%-ni təşkil edir.

Çəpərvari parenxim birqatlıdır. Xloroplastlarla zəngindir, sıx yerləşmişdir. Süngərvari iri həcimli toxumlar seyrək yerləşmiş, 4-5 qat hüceyrədən təşkil olunmuşdur. Xaricdən birqat əhatə edici hüceyrələrlə əhatə olunmuşdur. Bu hüceyrələr topa elementləri ilə yarpaq mezofilini təşkil edən digər hüceyrələr arasında əlaqəni təmin edirlər. Ötürücü topalar aypara formasında olub, kollateral tiplidir. Əmələgəlməsi və formasına görə növ üçün müstəsnalıq təşkil edir. Bu nişanələr diaqnostik əhəmiyyət kəsb edir. Topada ksilem yarpağın üst səthinə, floem isə alt səthinə yönəlmişdir. Ötürücü toxuma güclü inkişaf etmişdir. Ağızcıqlara yalnız yarpağın alt səthində təsadüf olunur. Tədqiqatlar göstərdi ki, yüksəklik artdıqca ağızcıqlar həcmcə kiçilir, sayları isə artır. Dəricik hüceyrələrində də bəzi dəyişikliklər gedir, belə ki, onların xarici qlafları və kutin qatı qalınlaşır. Belə quruluş bitkinin əlverişsiz torpaq-iqlim şəraitinə uyğunlaşma əlaməti kimi qiymətləndirilə bilər (Metcalfe, 1950; Бавтуто и др., 2001).



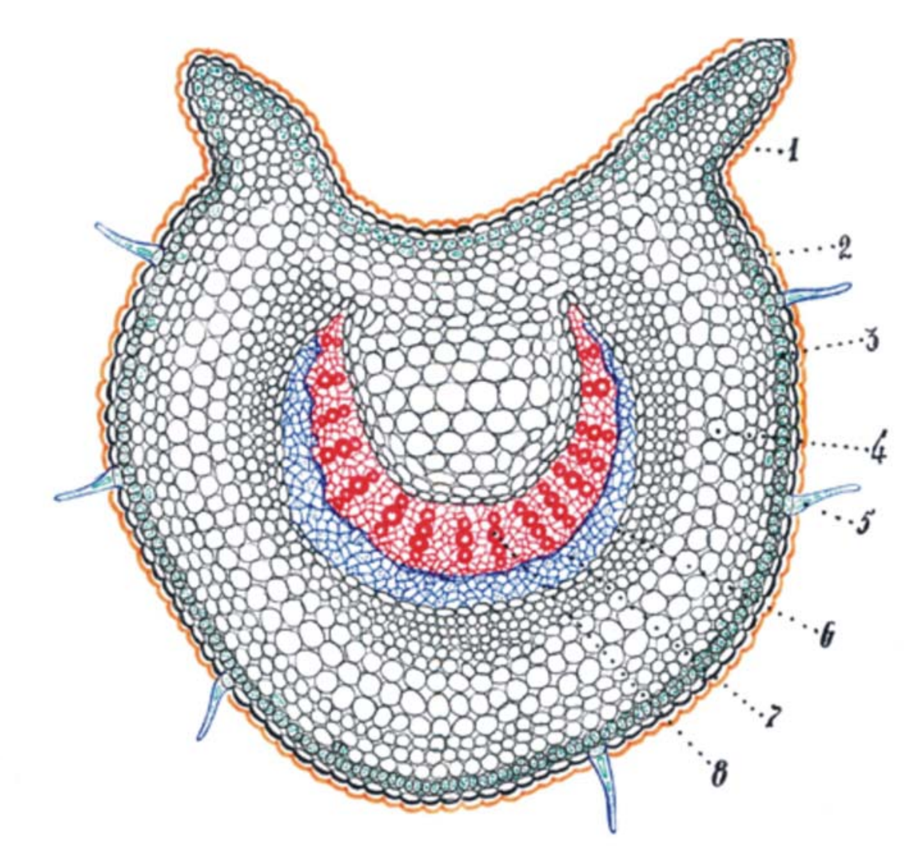
Şək. 2. Yarpağın anatomik quruluşu: 1- kutikul, 2 - dəricik, 3 - əhatəedici hüceyrələr, 4 - çəpərvari parenxim, 5 - süngərvari parenxim, 6 - ağızcıq, 7 - floem, 8 - ksilem, 9 - hava kamerası.

Saplaq. Saplaq eninə kəsikdə (Şək. 3) alt səthdən dairəvi, üst səthdən isə künclü quruluşludur. Xaricdən birqat dəricik hüceyrələri ilə əhatə olunmuşdur. Dəricik hüceyrələrinin xarici qlafları qalınlaşmışdır, üzəri sadə tükcüklərlə əhatə olunmuşur. Dəricikdən daxilə 2-3 qat hüceyrədən təşkil olunmuş xlorenxim inkişaf etmişdir.

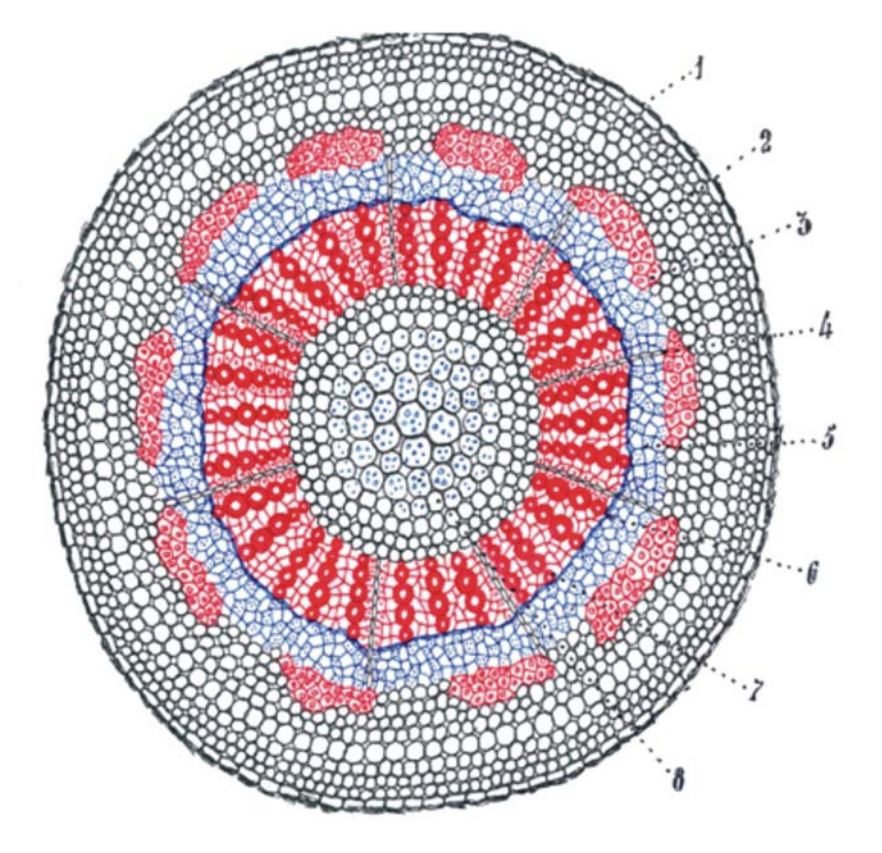
Xlorenximin əmələ gəlməsi, üzvi qida çatışmamazlığına uyğunlaşma əlaməti kimi qiymətləndirilə bilər. Saplaqda əsas və ötürücü toxumalar güclü inkişaf etmişdir. Saplaq parenximi dairəvi formalı olmaqla sıx yerləşmişdir. Saplağın mərkəzində bir ədəd iri həcmli, aypara formalı ötürücü topa yerləşir. Topada ksilem və floem elementləri güclü inkişaf etmişdir. Topa xaricdən bir qat hüceyrələrlə əhatə olunmuşdur. Topada ksilem şüalarının sayı 15-20 ədəd, hər şüada su borularının sayı isə 3-5 ədəd olur. Su borularının qlafı nəzərə çarpacaq dərəcədə qalınlaşmışdır. Bu da öz növbəsində saplağa xeyli möhkəmlik verir (Tutayuq, 1967; Novruzov və Mustafayeva, 2006) Saplağın anatomik quruluşunda ötürücü topanın forması, quruluşu və əmələ gəlməsi yalnız həmin növ üçün xarakterikdir və diaqnostik nişanə kimi istifadə oluna bilər (Əliyev, 1993).

Gövdə. Gövdə eninə kəsikdə dairəvi qurluşludur (Şək. 4). Xaricdən bir qat dəriciklə əhatə olunmuşdur. Dəricikdən daxildə 2-3 qat kiçik həcimli hüceyrələrdən təşkil olunmuş xlorenxim yerləşir. Qabıq parenxim hüceyrələri iri həcimlidir, sıx yerləşmişdir. Ötürücü toxuma güclü inkişaf etmişdir.

Ksilemdə çox saylı su boruları oduncaq parenximi ilə əhatə olunmuşdur. Kambi 3-4 qat hüceyrədən təşkil olunmaqla gövdənin eninə böyüməsini təmin edir. Ksilemdən xaricə doğru yalnız həmin növ üçün



Şək. 3. Saplağın anatomik quruluşu: 1 - kutikul, 2 - dəricik, 3 - xlorenxim, 4 - qabıq parenximi, 5 - tükcük, 6 - əhatəedici hüceyrələr, 7 - floem, 8 - ksilem.



Şək. 4. Gövdənin anatomik quruluşu: 1 - qabıq, 2 - qabıq parenximi, 3 - sklerenxim, 4 - özək şüaları, 5 - floem, 6 - kambi, 7 - ksilem, 8 - özək.

Gövdənin mərkəzini iri həcmli hüceyrələrdən təşkil olunmuş özək tutur. Tədqiqatlar göstərdi ki, özəkdə ehtiyat şəklində maddələr toplanır (Şək. 4(8)) Bu kökdə də müşahidə olunur.

Müqayisəli morfoloji-anatomik tədqiqatlar nəticəsində ilk dəfə aşkar olunmuş nişanələr və bitki haqqında verilən digər məlumatlar filogenetik əhəmiyyət kəsb edir. Milli floramızın hazırlanmasında qiymətli diaqnostik nişanə kimi istifadə oluna bilər.

ƏDƏBİYYAT

Abbasova T.Y. (2009) Azərbaycanda Yemişan cinsinin (*Crataegus*) yayılması və bioekoloji xüsusiyyətləri. AMEA Botanika İnstitutunun Elmi Əsərləri **29:** 507-509.

Dəmirov İ., Şükürov C. (1976) Azərbaycanın dərman bitkiləri. Bakı: 68 s.

Göyüşov N. (1992) Xalq təbabəti xəzinəsindən. Bakı: 129 s.

Qurbanov E.M. (2009) Ali bitkilər sistematikası. Bakı: 495 s.

Metcalfe C.R., Chalk E. (1950) Anatomy of the dicotyledons. Oxford: 549.

Novruzov V.S., Mustafayeva V. (2006) Böyük dəmirovotu bitkisinin morfoloji-anatomik quruluş xüsusiyyətləri. AMEA Gəncə Regional Elm Mərkəzinin Xəbərlər məcmuəsi, Gəncə **21**: 4-8.

Tutayuq V.X. (1967) Bitki anatomiyası və morfologiyası. Bakı: 193 s.

Алиев Б.М. (1993) Строение узла в зависимости от листорасположения у некоторых растений Азербайджана. Ботанический журнал (Санкт-Петербург) **2**: 325-330.

Атлас Лекарственных растений СССР (1962) Москва: 90 с.

Бавтуто Г.А., Еремин В.М., Жигар М.П. (2001) Атлас по анатомии растений. Минск: Урожай 245 с.

Гроссгейм А.А. (1939-1967) Флора Кавказа. Баку, Ленинград: 1-7.

Гусейнов Д.Я. (1965) К фармакологии суммы сапонинов боярышника пятипестичного Фармакология и токсикология **28(2):** 172 с.

Жизнъ растений (1981) Москва **5(2):** 183 с.

Флора Азербайджана (1954) Баку (**5**)**:** 71 с.

Е.И. Мамедов, В.С. Новрузов, Т.Ю. Аббасова

Анатомо - Морфологические Особенности Строения *Crataegus Pentagyna* Waldst. et Kit.

Впервые изучены сравнительно анатомо-морфологические особенности лекарственного растения *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit. В результате проведенных исследований выявлено, что строение, форма и расположение проводящих пучков в черешке листа и стебле являются характерными для этого вида и могут быть использованы как диагностические признаки. Полученные результаты рекомендуются для диагностики семейства *Rosaceae* Juss.

E.I. Mammadov, V.S. Novruzov, T.Y. Abbasova

Anatomical and Morphological Characteristics of *Crataegus Pentagyna* Waldst. et Kit.

For the first time, anatomical and morphological characteristics of the medicinal plant *Crataegus Pentagyna* Waldst. et Kit. were comparatively studied. The structure, shape and arrangement of vascular bundles in leaf petioles and stems are characteristic for this species and can be used as the diagnostic features. Obtained results are recommended for the diagnostic of the *Rosaceae* Juss. family.

Pambıq Bitkisinin Seleksiyasında Donor Kimi Heksaploid Formaların Sitogenetik Tədqiqi

R.T. Qurbanova
Azərbaycan Elmi-Tədqiqat Pambıqçılıq İnstitutu, E-mail: qurbanova_ruhiyye@mail.ru

Triploid *G.arboreum x G.palmerii* hibridinin sitogenetik xüsusiyyətlərinin öyrənilməsi əsasında eksperimental poliploid metodu təkmilləşdirilərək hibridlərin vegetativ artırılma metodları işlənib hazırlanmış, həmçinin *G.hirsutum x G.sturtii* heksaploidinin seleksiyada istifadə olunma imkanları araşdırılmışdır. İlk dəfə olaraq *G.arboreum x G.palmerii* heksaploidi üzrə təbiətdə olmayan 78 xromosomlu formalar alınmışdır. Hər iki heksaploid formalar resiprok bekkross hibridləşmədə istifadə olunaraq 65 xromosomlu pentaploid formalar yaradılmışdır və onlardan intensiv tipli sortların alınmasında zəngin donor kimi istifadə edilmişdir. Bu tədqiqatların nəticəsində *G.arboreum* və *G.sturtii* növlərinin hər ikisinin xüsusiyyətlərini özündə cəmləşdirən və yüksək keyfiyyətli liflə səciyyələnən bir sıra perspektiv xəttlər alınmış və sınaq üçün İnstitutun Seleksiya şöbəsinə təqdim olunmuşdur.

GİRİŞ

Azərbaycan Respublikasının yerləşdiyi 38-42-ci paralel iqtisadi coğrafi məkan kimi pambıqçılıqla məşğul olmağa yararlıdır. Ölkəmizdə pambığın əvvəlki şöhrətinin bərpa olunması istiqamətində son illərdə atılmış ən mühüm addım Pambıqçılıq haqqında qanunun qəbul olunması olmuşdur. Bu qanuna söykənməklə, qeyd olunan məqsədə çatmağın ən səmərli yolu isə növlərarası və coğrafi uzaq hibridləşdirmə vasitəsi ilə kompleks əlamətlərə görə ətraf mühitin zərərli amillərinə davamlı sortların yaradılmasıdır (Жебрак и Рзаев, 1940; Рзаев и Махмудов, 1973).

Gossypium hirsutum növünün çoxillik növ müxtəliflikləri zəngin irsi xüsusiyyətlərə malik olmaqla bir sıra qiymətli əlamətlərin zəngin gen mənbəyi hesab olunur (Арутюнова, 1960, 1975; Маммедов и Новрузов, 2009). Təcrübə göstərir ki, seleksiya prosesində pambıq bitkisinin mövcud genofondundan istifadə etməklə, qoyulan tələblərə cavab verən yeni intensiv tipli sortları qısa müddətdə almaq olar (Məmmədov və b., 2006). Bununla yanaşı, növlərarası hibridləşmənin eksperimental poliploid metodu ilə birgə aparılması, müstəsna hibridlərin sterilliyini aradan qaldırmaqla, 78 xromosomlu heksaploidlərin alınması və onların hibridləşməsi nəticəsində yeni genotipə malik qiymətli donorların alınmasına imkan verən və, beləliklə, seleksiya prosesini sürətləndirən yeni bir istiqamətin yaranması üçün zəmin yaradr (Mahmudov və b., 2006).

MATERİAL VƏ METODLAR

Tədqiqat materialı kimi, *G.arboreum x G.palmerii* triploid hibridindən və *G.hirsutum x G.sturtii* heksaploidindən istifadə edilmişdir.

Ağayev və Ağayeva (Агаев и Агаева, 1981) tərəflərindən işlənib hazırlanmış xüsusi metodika əsasında hibridlərin və valideyn formaların rüşeym kökçüklərindən götürülmüş nümunələrdən hazırlanmış və ən azı 20 metafaza baş vermiş preparatlarda xromosomlar təhlil olunuş və sayılmışdır.

Mikrosporogenezin öyrənilməsi ilə yanaşı ana tozcuq hüceyrələrində tetrada mərhələsi də tədqiq olunmuşdur.

Yarpaq aparatında ağızcıqların ölçüsü və çiçəkdə tozcuq dənələrinin diametri valideyn formaları ilə müqayisəli ölçülərək öyrənilmişdir. Bu iş vintli okulyar mikrometr (MOB 1-15) vasitəsilə aparılmışdır.

Tədqiqat nəticəsində alınan bütün göstəricilər Dospexovun metodundan (Доспехов, 1968) istifadə etməklə statistik etibarlılıq baxlmlndan qiymətləndirilmişdir.

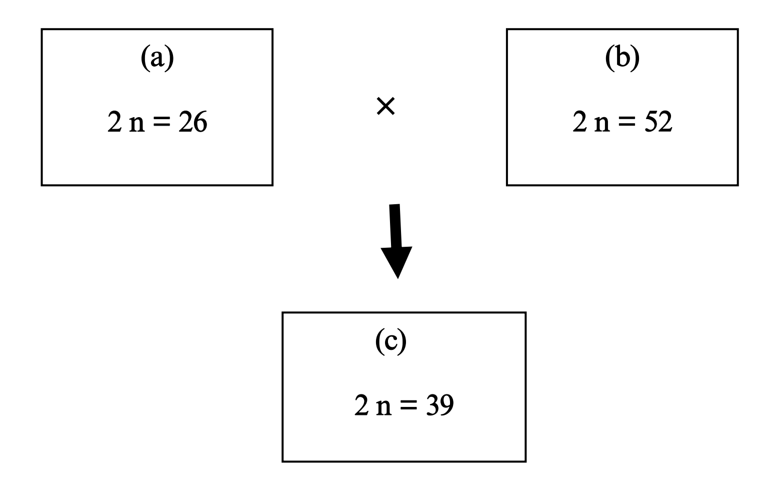
Eksperimentdə olan mikrofotolar MBİ-6 mikraskopun kamerasında çəkilmişdir.

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

Fenoloji müşahidələrdən müəyyən olunmuşdur ki, *G.arboreum* x *G.palmerii* triploid hibridi hər iki valideynin aralıq formalarını özündə cəmləşdirir. Hibrid intensiv halda çiçəkləyir, lakin qoza bağlamadan çiçəklər tökülür. Onun üzərində resiprok hibridləşmə aparılmış və həm ata, həm də ana cəhətdən steril olması müəyyənləşdirilmişdir.

Steril hibridin yarpaq aparatında ağızcıqların eni və uzunluğu, çiçəkdə tozcuq dənələrinin diametrinin ölçüləri hibridin triploid olmasını sübut etmişdir.

Sitoloji tədqiqat nəticəsində müəyyən olunmuşdur ki, hibridin valideyn cütlərində 26 və 52 ədəd xromosom olduğu halda, triploid hibridin somatik hüceyrəsində 39 xromosom vardır. Bu, hib-



Şək. 1. Steril triploid hibridin valideyn formaları ilə müqayisəli xromosom dəstləri: (a) *G.arboreum* 2n = 26, (b) *G.palmerii* 2n = 52, (c) steril triploid hibrid 2n = 39.

ridin sitoloji yolla triploid olmasına dəlalət edir (Şək. 1).

Meyoz prosesinin tədqiqi nəticəsində triploid hibridin (*G.arboreum x G.palmerii*) ana tozcuq hüceyrələrində xromosom tiplərinin assosasiyası və tetradada sporların rast gəlmə sıxlığı müəyyənləşdirilmişdir (Cədvəl 1). Cədvəldən göründüyü kimi, 39 xromosomlu triploid hibridinin 1-ci metafazasında 12 ədəd bivalentə, 13,1 ədəd univalentə, 0,7 trivalentə, 0,8 kvadrivalentə təsadüf olunur. Tetrada mərhələsində sporların sayı isə 1-7 intervalında dəyişir.

13,1 univalentin olması, *G.arboreum* növündən gələn «A» genomunda və *G.palmerii* növündən gələn «AD» genomunda xromosomlarının homologiyası və ən çox 4 və 5 tipli sporlara rast gəlinməsi (46%) belə bir nəticəyə rast gəlməyə əsas verir ki, triploid hibridin xromosom sayının 2 qat artırılması heksaploid fertil formaların alınmasına zəmin yaratmaqla, seleksiya və genetika tədqiqatlarında qiymətli donor zənginliyinin formalaşmasında mühüm istiqamətlərdən biri ola bilər.

Bu tədqiqatların gedişində həmçinin eksperimental poliploidiya metodu təkmilləşdirilmişdir (Qurbanova, 2008 a, b; Курбанова, 2006, 2009). Bunun üçün steril triploid hibridlərin vegetativ artırılma üsulları işlənib hazırlanmış və bu üsüllarla hər hansı triploid hibrid üzrə istənilən miqdarda poliploid formaların alınmasının tezləşdirilməsinə zəmin yaradılmışdır.

Nəticədə, çilik və basma üsullarının səmərəli olmadığı müçahidə olunmuşdur. Digər tərəfdən, havada yaxınlaşdırma calaq üsulunun və çiliklərin heteroauksinin 0,05%-li sulu məhlulu içərisində 15 saat saxlanılmasnın eksperimental poliploidiyada istənilən miqdarda steril hibridlərin artırılması üçün etibarlı vasitə olması müəyyənləşdirilmişdir.

Steril triploid hibridlərin (2n=39) fertilliyini bərpa etmək üçün yalnız calaq üsulu ilə artırılmış hibridin böyümə nöqtəsini 0,05%-li kolxitsinin sulu məhlulunun içərisində 36 saat 25^{0}C temperaturda saxlamaqla 12,5±12,5% və kolxitsinin lanolin pastası ilə yatmış tumurçuqlara və boy nöqtəsinə 0,5 və 1%-li məhlula təsiri müvafiq olaraq 16,7±16,7, 20,0±17,9 faizə qədər poliploid formalar alınmışdır ki, hər iki variantdan istifadə edilməsi tövsiyə olunur.

Lakin öz kökündə olan steril hibridlərə kolxitsinin sulu məhlulu ilə təsir etməklə belə qənaətə gəlinmişdir ki, yenicə formalaşmış zəif kök sisteminin güclü zəhərin təsirinə məruz qalması ilə əlaqədar olaraq poliploid formaların alınması çətinləşir. Ona görə də öz kökündə artırılmış hibridlərə kolxitsinlə hibridin 1-ci ilində yox, eksperimentin 2-ci ilində təsir etmək daha faydalı sayılmışdır.

Beləliklə, *G.arboreum x G.palmerii* hibridindən təbiətdə mövcud olmayan 78 xromosomlu heksaploidlər alınmışdır ki, bunlar da qiymətli zəngin donor kimi seleksiyada istifadə oluna bilər.

Sitoloji araşdırmalar aşkar etmişdir ki, *G.arboreum x G.palmerii* heksaploidi sabit 78 xromosom dəstini təmin etməklə, seleksiya prosesində qiymətli yeni formaların alınmasında donor kimi istifadə oluna bilər.

G.hirsutum x G.sturtii heksaploidi isə nəsildə hacalanma verərək 74, 75 və 78 xromosomlu formalara başlanğıç vermiş, bu da nəsildə zəif fertil hibridlərin əmələ gəlməsi ilə səciyyələnmişdir.

G.arboreum x G.palmerii və *G.hirsutum x G.sturtii* heksaploidlərinin 78 ədəd xromosom səviyyəsində möhkəmləndirmək və hacalanmanın qarşısını almaq üçün bir-biri ilə hibridləşdi-

rilmişdir. Alınmış 1-ci hibrid nəslində olan hibridlər eybəcərliyi ilə fərqlənərək, sırf sterilliklə nəticələnmişdir. Tədqiqat nəticəsində belə qənaətə gəlinmişdir ki, çoxsaylı xromosom dəstlərinin genomlarının mənşəcə bir-birindən uzaq olmasına baxmayaraq, təbii amfidiploidlərdə genomlar üzrə homologiya mövcuddur, sintetik yolla alınmış 78 xromosomlu amfidiploidlərdə isə, formaəmələgəlmə prosesi mürəkkəbləşməklə, steril hibridlərin sintez olmasına zəmin yaradılır. Bu səbəbdən sintetik amfidiploidləri bir-biri ilə hibridləşdirmək məqsədəuyğun görünmür.

Həmçinin müəyyən edilmişdir ki, calaqda xromosom sayı artırılmış normal heksaploidlərin (2n=78) öz üzərində resiprok hibridləşmə aparmaq, F_1-dəki hibridlərlə müqayisədə, daha səmərəlidir. Belə ki, bu prosesdə hibridin (F_0) özünün sabit (78) sayda xromosomu olduğundan formaəmələgəlmə prosesində arzu olunan donorların alınmasına zəmin vardır. Lakin F_1-də hibridlər hacalanma verdiyindən müxtəlif saylı xromosom dəstinə malik hibridlərə təsadüf olunur və bu da yaradıcı seleksiya tədqiqatlarında zəngin parametrli donorların alınmasında müəyyən çətinlik yaradır. Bu səbəbdən, 2 qat xromosom dəstinə malik olan F_0 hibridlərini canlı halda daimi saxlanması tövsiyə olunur.

Tədqiqatların gedişində *G.arboreum x G.palmerii* heksaploidinin (2n=78) *G.arboreum* ilə (2n=26) təkrar hibridləşdirilməsi də həyata keçirilmişdir. Alınmış hibridləri 3 dəfə *G.arboreum* ilə bekkross etməklə təsərrüfat qiymətli əlamətləri və lifin texnoloji keyfiyyət göstəriciləri tənzimlənməsinin mümkünlüyü göstərilmişdir.

Beləliklə, tədqiqatda seleksiya prosesinin qısaldılmasında yeni bir istiqamətin formalaşmasına zəmin yaradılmışdır.

Bununla yanaşı eksperimental yolla alınmış amfidiploid və pentaploid formaların xromosom tiplərinin assosasiyasının sitoloji araşdırılması da aparılmışdır (Cədvəl 2). Cədvəldən göründüyü kimi, *G.arboreum x G.palmerii* və *G.hirsutum x G.sturtii* hibridlərinin hər ikisinin somatik hüceyrələrində 78 xromosom vardır (2n=78).

G.arboreum x G.palmerii hibridinin valideyn formaları genetik baxımdan yaxındırlar və köhnə dünya pambıqlarında «A» genomu, yeni dünya pambıqlarında isə «D» genomu mövcuddur. Belə ki, *2* $[A_2(AD)_1]$ genomuna malik olan *G.arboreum x G.palmerii* heksaploidində 1-ci nəsildə xromosom sayına görə hacalanma müşahidə olunmamışdır. Deməli, bu kombinasiyada «A» və «D» genomlarının olması və bunlara məxsus olan xromosomların homologiya təşkil etməsi sabit 78 xromosom sayının olmasını təmin edir. Görünür ki, məhz bu səbəbdən 2 $[A_2(AD)_1]$ genomuna malik olan heksaploiddə meyoz prosesində 90,0±4,3 faiz bivalentə, 8,0±3,9 faiz univalentə, 2,0±2,0% isə polivalentə təsadüf olunur.

2 $[(AD)_1C_1]$ genomuna malik olan *G.hirsutum x G.sturtii* heksaploidlərin somatik hüceyrələrində 74, 75 və, müstəsna hal kimi, 78 xromosom sayına təsadüf olunmuşdur. Bu isə ona dəlalət edir ki, mövcud növlər genetik cəhətdən bir-birindən çox uzaqdır. Heksaploid xromosom sayına görə kəskin hacalanmanl bununla izah etmək olar. Bu hacalanma meyoz prosesində də özünü qabarıq şəkildə biruzə verərək 78,0±5,9 faiz bivalent, 16,0±3,4% univalent və 6,0±3,4 faiz isə polivalent verir.

2 $[(AD)_1 C_1]$ genomuna malik olan heksaploid formaların sonrakı toxum nəsillərində hacalanmanın daha çox olması da müşahidə edilmişdir. Polivalent xromosomların nisbətən çox olması xromosom sayına görə hacalanmanı daha da artırmışdır. Buna görə də yarım-steril olna bu heksaploidlərin fertillik dərəcəsi aşağı olmuşdur.

Digər kombinasiyalarda resiprok halda alınmış pentaploid formaların somatik hüceyrələrində 65 xromosom olması müəyyənləşdirilmişdir. Resiprok halda alınmış pentaploidlərin ana tozcuq hüceyrələrində meyoz prosesi araşdırılaraq hər iki kombinasiyada xromosom tiplərinin assosasiyalarına görə elə bir əsaslı fərqin olmaması müəyyən olunmuşdur.

Mövcud pambıq seleksiyasında qeyd olunan problemi aradan qaldırmaq məgsədi ilə 3-cü bekkross hibridləşdirmə vasitəsi ilə dəyişkənlik prosesinin tənzimlənmək, irsi əlamətləri stabilləşdrmək mümkündür (Cədvəl 3).

Pentaploid formalardan *G.hirsutum* növünün sortları ilə təkrar bekkross hibridləşmədə istifadə etmələ, seleksiya üçün yeni qiymətli əlamətləri olan bir sıra formalar alınmışdır ki, onlar *G.arboreum* və *G.sturtii* növlərinin müsbət əlamətlərinin dominantlığını təmin edir. Bir sıra variantlar (1, 2, 3, 5, 6 və 9-cu) lifin texnoloji keyfiyyət göstəricilərinə görə 4-cü tipin parametrinə cavab verməklə seçilərək 1-ci il seleksiya tarlasına sınaq üçün təqdim olunmuşdur.

Beləliklə, müqayisəli surətdə təcrübi olsaraq öyrənilmiş hər iki *G.arboreum x G.palmerii* və *G.hirsutum x G.sturtii* heksaploidlərindən bekkross hibridləşmədə istifadə etməklə belə bir qənaətə gəlinmişdir ki, *G.arboreum x G.palmerii* heksaploidi xromosom sayına görə stabil olduğundan yüksək genetik potensiala malikdir və ondan çoxsaylı zəngin donorlar almaq mümkündür. Bu da ona dəlalət edir ki, *G.arboreum x G.palmerii* heksaploidi, pentaploidi tədqiqatçı üçün zəngin donor imkanlarına malik olmaqla, yüksək genetik potensiala malikdirlər. Bundan başqa, pambığın dünya genofondu yuxarıda qeyd olunan zəngin donorlar hesabına zənginləşdirilmişdir.

Cədvəl 1. *G.arboretum* x *G.palmerii* triploid hibridin ana tozcuq hüceyrələrində xromosom tiplərinin assasiasiyası və tetrada mərhələsində sporların rast gəlməsinin sıxlığı

Baxılmış metafaza hüceyrələrinin miqdarı, ədədlə	Xromosomların tipləri							
	Bivalentlər		Univalentlər		Trivalentlər		Kvadrivalentlər	
	M ± m	Tərəddüdlüyü (dəyişmə intervalı)	M ± m	Tərəddüdlüyü (dəyişmə intervalı)	M ± m	Tərəddüdlüyü (dəyişmə intervalı)	M ± m	Tərəddüdlüyü (dəyişmə intervalı)
20	12,0±0,20	10-13	13,1±0,15	12-14	0,7±0,07	0-1	0,8±0,06	0-1

Baxılmış hüceyrələrin miqdarı, ədədlə	Sporların tipləri və tezliyi													
	1		2		3		4		5		6		7	
	sayı	%	sayı	%	sayı	%	sayı	%	sayı	%	sayı	%	sayı	%
100	6	6,0±2,4	14	14,0±3,5	18	18,0±3,7	20	20,0±4,0	26	26,0±4,4	13	13,0±3,4	3	3,0±1,7

Cədvəl 2. Müxtəlif ploidli hibridlərin ana tozcuq hüceyrələrində xromosom tiplərinin assosasiyası

Variantlar	Hibrid kombinasiyalar	Xromosom sayı, 2n	Baxılmış metafaza hüceyrələrinin miqdarı, ədədlə	Xromosomların tipləri					
				Univalentlər		Bivalentlər		Polivalentlər	
				Sayı	%	Sayı	%	Sayı	%
1	Amfidiploid *G.arboreum* x *G.palmerii*	78	50	4	8,0±3,9	45	90,0±4,3	1	2,0±2,0
2	Amfidiploid *G.hirsutum* x *G.sturtii*	78	50	8	16,0±3,4	42	78,0±5,9	2	6,0±3,4
3	AzNİXİ-195 x (amf. *G.arboreum* x *G.palmerii*)	65	50	33	66,0±6,8	16	32,0±6,7	1	2,0±2,0
4	(Amf. *G.arboreum* x *G.palmerii*) x AzNİXİ-195	65	50	34	68,0±6,7	15	30,0±6,5	1	2,0±2,0
5	AzNİXİ-195 x (amf. *G.hirsutum* x *G.sturtii*)	65	50	36	72,0±6,4	12	24,0±6,1	2	4,0±2,8
6	(Amf. *G.hirsutum* x *G.sturtii*) x AzNİXİ-195	65	50	38	76,0±6,1	10	20,0±5,7	2	4,0±2,8

Cədvəl 3. Seskvidiploid formaların *G.hirsutum* növünün sortları və *G.arboreum* növünün sort nümunələri ilə üçüncü bekkrossdan alınan formaların kəmiyyət və keyfiyyət göstəriciləri

Variant-lar	Hibrid kombinasiyalar	Bir qozada olan xam pambığın kütləsi, qr	Lifin uzunluğu, mm	Lifin çıxımı, %-lə	Lifin qırılma yükü, qq	Lifin xətti sıxlığı, mteks	Lifin qırılma uzunluğu, qq/teks
1	AzNİXİ-195 x (seskvidiploid G.arboreum x G.palmerii)^3	5,8±0,05	34,5±0,18	36,0 ±0,14	5,1	(5620)178	28,7
2	(seskvidiploid G.arboreum x G.palmerii) x AzNİXİ-195^3	5,2±0,04	33,5±0,09	35,0 ±0,13	4,9	(6080)164	29,8
3	AzNİXİ-195 x (seskvidiploid G.hirsutum x G.sturtii)^3	4,9±0,04	33,5±0,09	33,5 ±0,15	4,7	(6010)166	28,2
4	(seskvidiploid G.hirsutum x G.sturtii) x AzNİXİ-195^3	4,5±0,03	33,0±0,08	32,0±0,13	4,5	(5950)168	26,8
5	Gəncə-80 x (seskvidiploid G.arboreum x G.palmerii)^3	5,9±0,06	35,0±0,12	35,5 ±0,13	4,8	(5730)174	27,5
6	(seskvidiploid G.arboreum x G.palmerii) x Gəncə-80^3	5,0±0,06	33,5±0,15	35,0 ±0,13	4,8	(5100)196	24,5
7	Gəncə-80 x (seskvidiploid G.hirsutum x G.sturtii)^3	4,5±0,05	32,0±0,10	34,0 ±0,15	4,6	(5710)176	26,3
8	(seskvidiploid G.hirsutum x G.sturtii) x Gəncə-80^3	4,2±0,04	33,5 ±0,09	33,6 ±0,17	4,4	(5260)190	23,1
9	(amfidiploid G.arboreum x G.palmerii) x G.arboreum^3	5,7±0,04	34,5 ±0,11	35,5 ±0,13	4,9	(5580)179	27,3
10	(amfidiploid G.hirsutum x G.sturtii) x G.arboreum^3	3,5 ±0,02	31,0 ±0,20	29,5 ±0,19	3,2	(5930)168	18,9

ƏDƏBİYYAT

Qurbanova R.T. (2008 a) Pambıqçılıqda steril hibridlərin eksperimental poliploidiya üçün artırılma metodikasına dair. AMEA Gəncə Regional Elmi Mərkəz xəbərlər məcmuəsi **33:** 71-76.

Qurbanova R.T. (2008 b) Pambıqçılıqda steril hibridlərin vegetativ artırılma üsulları. Azərbaycan Aqrar Elmi **6:**168-170.

Mahmudov T.Q., Sadıxova L.C., Kazımov M.İ., Qəhrəmanov F.K. (2006) Eksperimental poliploidiyada yabanı *G.anomalum* növünün növlərarası hibridləşmədə birgə istifadə olunması və onun əhəmiyyəti. AMEA Gəncə Regional Elmi Mərkəz xəbərlər məcmuəsi **25:** 75-77.

Məmmədov F.X., Mahmudov T.Q., Qəhrəmanov F.K., Aslanov Ə.A. (2006) Pambığın seleksiyası üçün dünya kolleksiyasından donor formaların seçilməsi. I Beynəlxalq Elmi konfrans «Biomüxtəlifliyin genetik ehtiyatları», Bakı: 103-104.

Агаев Ю.М., Агаева Т.К. (1981) Способ приготовления давленных препаратов хромосом хл-ка. Изобретения №880364, Жур. «Открытые изобретения, промышленные образцы и торговые марки», Москва **42:** 1.

Арутюнова Л.Г. (1975) Изучение основных генетических особенностей отдаленных межвидовых гибридов хлопка. Краткий научный отчет по хлопководству за 1971-75 г., Ташкент: 245-246.

Арутюнова Л.Г. (1960) Межвидовая гибридизация в роде *Gossypium* L. В сб. вопросы генетики, селекции и семеноводства хл-ка. Ташкент: 3-7.

Доспехов Б.А. (1968) Методика полевого опыта. Колос: 215-233.

Жебрак А.Р., Рзаев М.М. (1940) Массовое получение амфидиплоидов у хлопчатника действием колхицина. Докл. АНСССР **36(2):** 163-166.

Курбанова Р.Т. (2009) Использование генетических возможностей вида G.arboreum в селекции хлопчатника. Вестник Российского Государственного Аграрно-Заочного университета, Москва **6(11):** 50-54.

Курбанова Р.Т. (2006) Амфидиплоиды в селекции хлопчатника. Науковы записки национальный университет «Острозька Академия» Украины, «Серия Экономика», Острог **12:** 513-519.

Маммедов Г., Новрузов Г. (2009) Преодоление нескрещиваемости хлопчатника при помощи колхицина. Проблемы устойчивого развития Агропромышленного комплекса Стран СНГ в современных условиях. Материалы международной Научной Конференции (25-27 ноября), Ашхабад: 47-50.

Рзаев М.М., Махмудов Т.К. (1973) К методике выделения и восстановления плодовитости гаплоидов хлопяатника. Материалы научных конференции АзНИХИ, Кировабад: 11-12.

Р.Т. Курбанова

Цитогенетическое Изучение Гексаплоидных Форм с Целью Создания Доноров для Практической Селекции Хлопчатника

На основе исследования цитогенетических особенностей триплоидного гибрида *G.arboreum* x *G.palmerii*, усовершенствована методика экспериментальной полиплоидии и разработаны методы вегетативного размножения гибридов, а также исследованы возможности использования гексаплоида *G.hursutum x G.sturtii* в селекции. Впервые получены не встречающиеся в природе формы гексаплоида *G.arboreum x G.palmerii* с 78 хромосомами. Путем реципрокного обратного скрещивания гексаплоидных форм получены пентаплоидные формы с 65 хромосомами, и они были использованы в качестве богатых доноров для получения сортов интенсивного типа. В результате этих исследований получен ряд перспективных линий со свойствами обоих видов *G.arboreum* и *G.sturtii*, отличающихся высоким качеством волокна. В настоящее время эти линии сданы в Отдел Селекции Института для испытаний.

R.T. Gurbanova

Cytogenetical Study of Hexaploid Forms with the Purpose to Create Donors for Practical Selection of Cotton Plants

Based on the study of cytogenetic features of triploid hybrid *G.arboreum* x *G.palmerii*, methods of experimental polyploidy were improved, methods of vegetative reproduction of hybrids were developed, and also the possibility of using the hexaploid *G.hursutum* x *G.sturtii* in breeding were studied. No naturally occurring forms of hexaploid *G.arboreum* x *G.palmerii* with 78 chromosomes were derived for the first time. By reciprocal backcrossing of hexaploid forms pentaploid forms with 65 chromosomes were derived, and they were used as rich donors for creation of intensive varieties. As a result of these studies a number of promising lines with traits of both *G.arboreum* and *G.sturtii* distinquishing by high quality fiber were obtained. Currently, these lines are given to the Department of Plant Breeding at the Institute of Cotton Growing.

Üzümün Birinci Nəsil (Fı) Hibridlərinin Fillokseraya Davamlılığının Dominantlıq Dərəcəsi və Heterozis Effektinin Tədqiqi

H.M. Şıxlinski
AMEA Genetik Ehtiyatlar İnstitutu, E-mail: sh.haci@yahoo.com

Məqalədə filloksera və kökçürüdücü mikroorqanizmlərə davamlı (2 bal) növlərarası mürəkkəb hibridlərlə zərərvericiyə müxtəlif davamlılığı ilə fərqlənən Avropa-Asiya növünə (*V.vinifera* L.) mənsub üzüm sortlarının çarpazlaşdırılmasından alınmış birinci nəsil (Fı) hibridlərinin filloksera və kökçürüdücü patogenlərə davamlılığının dominantlıq dərəcəsi və heterozis effektinin tədqiqindən bəhs edilir.

Açar sözlər: *filloksera, dominantlıq dərəcəsi, heterozis effekti, Vitis vinifera L., mikroorqanizmlər*

GİRİŞ

Azərbaycan şəraitində üzüm sort və formalarına həddsiz dərəcədə böyük ziyan vuran zərərvericilərdən biri də fillokseradır. Filloksera-*Viteus vitifolii* Schimer-Fitch. öz kökü üstündə becərilən Avropa-Asiya növünə (*Vitis vinifera* L.) mənsub üzüm sortlarının ən qorxulu və təhlükəli (karantin) zərərvericilərindəndir (Şıxlinski, 2001, 2004; Топалэ и Даду, 2007; Топалэ, 2008).

Növlərarası mürəkkəb hibridlərlə yüksək keyfiyyətli Avropa-Asiya növünə (*V. vinifera* L.) mənsub üzüm sortları arasında çarpazlaşdırılma aparılaraq, birinci nəsildə (Fı) kompleksdavamlı hibridlər alınmışdır. Kompleksdavamlı hibridlərin alınmasının əsasən başlanğıc valideyn cütlərinin seçilməsindən daha çox asılı olduğu müəyyən edilmişdir (Гузун и др., 1975, 1976).

Fillokseraya müxtəlif davamlılığı ilə fərqlənən valideyn formalarının çarpazlaşdırılması nəticəsində alınmış birinci nəsil (Fı) hibridlərinin arasında yüksək dominantlığa, tam dominantlığa, natamam (aralıq) dominantlığa, həmçinin davamlılıq əlamətinə görə ən yaxşı valideyn formalara nisbətdə dominantlığın olmaması və hətta davamsız formalar da aşkar edilmişdir (Гуменюк, 1978, 1979).

Avrasiya növünə *(V.vinifera* L.) mənsub sortlarla növlərarası mürəkkəb hibridlərin (Seyv Villar) çarpazlaşdırılması nəticəsində göbələk xəstəliklərinə və fillokseraya kompleksdavamlı, həmçinin keyfiyyət göstəriciləri Avropa-Asiya *(V.vinifera* L.) üzüm sortlarına yaxın olan hibridlər alınmışdır. Eyni zamanda birinci nəsil (Fı) hibridlərinin heterozis effekti öyrənilərək, müəyyən edilmişdir ki, fillokseraya davamlılıq valideyn komponentlərinin genotipindən daha çox asılıdır (Əkbərov və b., 2006, 2007; Səlimov, 2007; Студенникова, 2009).

Fillokseraya davamlı (2 bal) komponentlərə malik növlərarası mürəkkəb hibridlərlə zərərvericiyə müxtəlif davamlılığı ilə fərqlənən Avropa-Asiya növünə (*V.vinifera* L.) mənsub üzüm sortları arasında çarpazlaşdırılma aparılaraq, onların heterozis effekti tədqiq edilmişdir. Alınan hibridlərin analizi göstərmişdir ki, fillokseraya davamlılığın heterozis effekti valideyn cütlərinin seçilməsindən və genotipindən daha çox asılıdır (Гузун и др., 1975; Гуменюк, 1978; Недов, 1978).

MATERİAL VƏ METODLAR

Azərbaycan şəraitində üzüm sort və formalarının filloksera və kökçürüdücü mikroorqanizmlərə davamlılığının tədqiq edilməsi məqsədi ilə kompleks süni yoluxma fonu yaradılaraq, orada 300-dən artıq üzüm sortlarının immunoloji qiymətləndirilməsi aparılmışdır. Aparılan immunoloji qiymətləndirilmə nəticəsində özünü davamlı və tolerant göstərən 14 hibrid üzüm forması seçilərək, onların həm dominantlıq dərəcəsi, həm də heterozis effekti tədqiq olunmuşdur. Moldova Elmi-Tədqiqat Üzümçülük və Şərabçılıq İnstitutunun əməkdaşları tərəfindən alınmış 45 üzüm hibridləri də yoluxma fonunda sınaqdan keçirilmişdir. Həmin hibridlər fillokseraya davamlı növlərarası mürəkkəb hibridlərlə zərərvericiyə davamlılığı ilə fərqlənən Avrasiya növünə (*V.vinifera* L.) mənsub üzüm sortlarının arasında aparılan aşağıdakı çarpazlaşdırılma kombinasiyaları nəticəsində alınmışdır:

davamlı (2 bal) x davamsız (4 bal);
davamlı (2 bal) x çox davamsız (5 bal);
davamlı (2 bal) x tolerant (3 bal);
davamsız (4 bal) x davamlı (2 bal);
çox davamsız (5 bal) x davamlı (2 bal).

Filloksera və kökçürüdücü patogenlərə davamlı növlərarası mürəkkəb hibridlərlə zərərvericiyə müxtəlif davamlılığı ilə fərqlənən üzüm sortlarının çarpazlaşdırılması nəticəsində

alınmış birinci nəsil (F_1) hibridlərinin fillokseraya davamlılığınının qiymətləndirilməsi zamanı P.N.Nedovun (Недов, 1985; Недов и Гулер, 1987) və seçilmiş həmin hibridlərin dominantlıq dərəcəsinin və heterozis effektinin göstəriciləri isə L.Zenişeva və G.M.Beil, R.E.Atkinsin düsturları əsasında tədqiq olunmuşdur (Зенищева, 1968; Абрамова, 1992).

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

Cədvəl 1-dən göründüyü kimi, davamlı (2 bal) komponentlərə malik ana formalarla davamsız (4 bal) komponentlərə malik ata formaların çarpazlaşdırılması nəticəsində alınmış birinci nəsil (F_1) hibridlərində dominantlıq dərəcəsinin tamamilə davamsız ata formaya tərəf meyl etdiyi müəyyən edilmişdir. Mənfi dominantlıq dərəcəsinin d = -1,03 Qaliya-XI-36-47 (Zeybel 13-666 x Aleatiko) ilə d = -1,77 III-70-73 (SV 18-315 x Aliqote) arasında tərəddüd etdiyi aşkar edilmişdir (Cədvəl 1).

Fillokseraya davamlı (2 bal) komponentlərə malik ana formalarla çox davamsız (5 bal) komponentlərə malik ata formaların çarpazlaşdırılması nəticəsində alınmış birinci nəsil (F_1) hibridlərində dominantlıq dərəcəsinin çox davamsız ata formaya tərəf meylli olması müəyyən edilmişdir. Mənfi dominantlıq dərəcəsinin d = -0,88 XI-36-78 (Zeybel 13-666 x Muskat fioletovıy) ilə d = -0,92 III-51-64 (Zeybel 13-666 x Turiqa) arasında tərəddüd etdiyi təyin edilmişdir.

Zərərvericiyə davamlı (2 bal) komponentlərə malik ana formalarla tolerant (3 bal) komponentlərə malik ata formaların çarpazlaşdırılması nəticəsində alınmış birinci nəsil (F_1) hibridində dominantlıq dərəcəsinin hər iki valideyn formaya nisbətdə davamsızlığa doğru meyl etməsi müəyyən edilmişdir. Mənfi dominantlıq dərəcəsi bu hibrid formada d = -4,26-ya Daçiya-XI-38-92 (Zeybel 13-666 x Qreçeskiy rozovıy) bərabər olmuşdur.

Fillokseraya davamsız (4 bal) komponentlərə malik ana formalarla davamlı (2 bal) komponentlərə malik ata formaların çarpazlaşdırılması nəticəsində alınmış birinci nəsil (F_1) hibridlərində dominantlıq dərəcəsi davamsız valideyn cütlərinə doğru meyl etmişdir. Mənfi dominantlığın d = -1,85 Prut-XV-50-12 (Kaberne x SV 18-315) ilə d = -4,95 Bessarabskiy çernıy-XI-37-52 (Aleatiko x Zeybel 13-666) arasında tərəddüd etdiyi müəyyən edilmişdir.

Zərərvericiyə çox davamsız (5 bal) komponentlərə malik ana formalarla davamlı (2 bal) komponentlərə malik ata formaların çarpazlaşdırılması nəticəsində alınmış birinci nəsil (F_1) hibridində dominantlıq dərəcəsinin davamsız valideyn (ana) formaya doğru meyl etməsi aşkar edilmişdir. Mənfi dominantlıq dərəcəsinin d= - 0,55-ə XIV-3-90 (Muskat belıy x SV 12-375) bərabər olması müəyyən edilmişdir.

Cədvəl 1. Birinci nəsil (F_1) hibridlərinin fillokseraya davamlılığının dominantlıq dərəcəsinin göstəriciləri

Kombinasiyalar	Orta davamlılıq, balla			Dominantlıq dərəcəsi, d
	ana	ata	F_1	
Davamlı (2 bal) x davamsız (4 bal)				
Zeybel 13-666 x Aleatiko Qaliya (XI-36-47)	2	4	4,03	-1,03
Zeybel 13-666 x Aleatiko (XI-37-13)	2	4	4,4	-1,4
Zeybel 13-666 x Aleatiko Flakera (XI-37-38)	2	4	4,62	-1,62
SV 18-315 x İrşai Oliver Univers (III-49-6)	2	4	4,15	-1,15
SV 12-375 x Traminer Venus (V-102-47)	2	4	4,44	-1,44
SV 18-315 x Aleatiko (III-64-1)	2	4	4,52	-1,52
SV 18-315 x Aliqote (III-70-73)	2	4	4,77	-1,77
SV 12-375 x Traminer Luçaferul (XIV-I-64)	2	4	4,35	-1,35
Davamlı (2 bal) x çox davamsız (5 bal)				
Zeybel 13-666 x Turiqa (III-51-64)	2	5	4,88	-0,92
Zeybel 13-666 x Muskat fioletovıy (XI-36-78)	2	5	4,82	-0,88
Davamlı (2 bal) x tolerant (3 bal)				
Zeybel 13-666 x Qreçeskiy rozovıy Daçiya (XI-38-92)	2	3	4,63	-4,26
Davamsız (4 bal) x davamlı (2 bal)				
Aleatiko x Zeybel 13-666 Bessarabskiy çernıy (XI-37-52)	4	2	4,95	-4,95
Kaberne x SV 18-315 Prut (XV-50-12)	4	2	4,85	-1,85
Çox davamsız (5 bal) x davamlı (2 bal)				
Muskat belıy x SV12-375 (XIV-3-90)	5	2	4,33	-0,55

Aparılan tədqiqat nəticəsində fillokseraya və kökçürüdücü patogenlərə davamlı (2 bal) növlərarası mürəkkəb hibridlərlə (Zeybel 13-666; SV 12-375; SV 18-315) zərərvericiyə davamlılığı (3-4-5 bal) ilə fərqlənən Avrasiya (*V.vinifera* L.) növünə mənsub üzüm sortları arasında aparılan çarpazlaşdırmalar nəticəsində alınmış birinci nəsil (Fı) hibridlərinin hamısında dominantlıq dərəcəsinin mənfi istiqamətə doğru meyl etməsi aşkar edilmişdir. Növlərarası mürəkkəb hibridlər çarpazlaşdırılmalarda həm ana, həm də ata valideyn cütləri kimi istifadə olunmuşdur.

Aparılan araşdırmalar nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, birinci nəsil (Fı) hibridlərində filloksera və kökçürüdücü mikroorqanizmlərə davamlılıq əlamətinin dominantlıq dərəcəsi, çarpazlaşdırma kombinasiyalarının tipindən, valideyn cütlərinin genotipindən və seçilməsindən daha çox asılıdır.

Birinci nəsil (Fı) hibridlərində dominantlıq dərəcəsinin mənfi olmasına baxmayaraq, seçilmiş hibridlərdən həm fillokseraya davamlı və tolerant üzüm sortlarının alınması məqsədi ilə seleksiyada, həm də zərərverci ilə tam sirayətlənmiş təsərrüfatlarda öz kökü üzərində becərilməsi məqsədəuyğun hesab edilə bilər.

Cədvəl 2-dən göründüyü kimi, fillokseraya davamlı (2 bal) komponentlərə malik ana formalarla davamsız (4 bal) komponentlərə malik ata formaların çarpazlaşdırılması nəticəsində alınmış birinci nəsil (Fı) hibridlərində çox geniş spektrlə səciyyələnən heterozis effekti meydana çıxmışdır. Ən yüksək heterozis effekti SV 18-315 x Aliqote kombinasiya-sından alınmış hibriddə G = 59% (III-70-73) aşkar olunmuşur. Ən aşağı heterozis effekti isə Zeybel 13-666 x Aleatiko kombinasiyasından alınmış hibriddə G = 34,33% (Qaliya, XI-36-47) müşahidə edilmişdir. Davamlı və davamsız komponentlərə malik valideyn cütlərinin çarpazlaşdırılmasından alınmış birinci nəsil (Fı) hibridlərində heterozis effekti G = 34,33%-lə G = 59% arasında tərəddüd etdiyi müəyyən edilmişdir (Cədvəl 2).

Davamlı (2 bal) komponentlərə malik ana formalarla çox davamsız (5 bal) komponentlərə malik ata formaların çarpazlaşdırılması nəticəsində alınmış birinci nəsil (Fı) hibridlərində heterozis effekti çox da yüksək olmamışdır. Belə ki, Zeybel 13-666 x Turiqa kombinasiyasından alınmış hibriddə (III-51-64) heterozis effekti G= 39,43%, Zeybel 13-666 x Muskat fioletovıy kombinasiyasından alınmış hibriddə (XI-36-78) heterozis effekti G = 37,41% olduğu aşkar edilmişdir.

Davamlı (2 bal) komponentlərə malik ana formalarla tolerant (3 bal) komponentlərə malik ata formaların çarpazlaşdırılması nəticəsində alınmış birinci nəsil (Fı) hibriddə heterozis effekti xeyli yüksək olmuşdur. Yəni Zeybel 13-666 x Qreçeskiy rozovıy kombinasiyasından alınmış hibriddə heterozis effekti G = 85,2 % (Daçiya, XI-38-92) olduğu müəyyən edilmişdir.

Cədvəl 2. Birinci nəsil (Fı) hibridlərinin fillokseraya davamlılığının heterozis effektinin göstəriciləri

Kombinasiyalar	Orta davamlılıq, balla		Heterozis
	M F	Fı	G, %-lə
Davamlı (2 bal) x davamsız (4 bal)			
Zeybel 13-666 x Aleatiko Qaliya (XI-36-47)	3	4,03	34,33
Zeybel 13-666 x Aleatiko (XI-37-13)	3	4,4	46,67
Zeybel 13-666 x Aleatiko Flakera (XI-37-38)	3	4,62	54,0
SV 18-315 x İrşai Oliver Univers (III-49-6)	3	4,15	38,33
SV 12-375 x Traminer Venus (V-102-47)	3	4,44	48,0
SV 18-315 x Aleatiko (III-64-1)	3	4,52	50,67
SV 18-315 x Aliqote (III-70-73)	3	4,77	59,0
SV 12-375 x Traminer Luçaferul (XIV-1-64)	3	4,35	45,0
Davamlı (2 bal) x çox davamsız (5 bal)			
Zeybel 13-666 x Turiqa (III-51-64)	3,5	4,88	39,43
Zeybel 13-666 x Muskat fioletovıy (XI-36-78)	3,5	4,82	37,41
Davamlı (2 bal) x tolerant (3 bal)			
Zeybel 13-666 x Qreçeskiy rozovıy Daçiya (XI-38-92)	2,5	4,63	85,2
Davamsız (4 bal) x davamlı (2 bal)			
Aleatiko x Zeybel 13-666 Bessarabskiy çernıy (XI-37-52)	3	4,95	65,0
Kaberne x SV 18-315 Prut (XV-50-12)	3	4,85	61,67
Çox davamsız (5 bal) x davamlı (2 bal)			
Muskat belıy x SV 12-375 (XIV-3-90)	3,5	4,33	23,71

Davamsız (4 bal) komponentlərə malik ana formalarla davamlı (2 bal) komponentlərə malik ata formaların çarpazlaşdırılması nəticəsində alınmış birinci nəsil (F_1) hibridlərində heterozis effekti yüksək olmuşdur. Aleatiko x Zeybel 13-666 kombinasiyasından alınmış hibriddə heterozis effekti G = 65% (Bessarabskiy çernıy, XI-37-52), Kaberne x SV 18-315 kombinasiyasından alınmış hibriddə heterozis effekti G = 61,67% (Prut, XV-50-12) olduğu aşkar edilmişdir.

Çox davamsız (5 bal) komponentlərə malik ana formalarla davamlı (2 bal) komponentlərə malik ata formaların çarpazlaşdırılması nəticəsində (Muskat belıy x SV 12-375) alınmış birinci nəsil (F_1) hibridində (XIV-3-90) heterozis effekti nisbətən aşağı, yəni G = 23,71% olduğu müəyyən edilmişdir.

Aparılan tədqiqat nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, ən yüksək heterozis effekti Zeybel 13-666 x Qreçeskiy rozovıy kombinasiyasından alınmış hibriddə (Daçiya, XI-38-92) G = 85,2%, ən aşağı heterozis effekti isə Muskat belıy x SV 12-375 kombinasiyasından alınmış hibriddə (XIV-390) G = 23,71% aşkar edilmişdir. Yəni birinci nəsil (F_1) hibridlərində fillokseraya davamlılığın heterozis effekti G = 23,71% ilə G = 85,2% arasında tərəddüd etdiyi müəyyən edilmişdir.

Eyni zamanda, müxtəlif tip kombinasiyaların çarpazlaşdırılması nəticəsində alınmış birinci nəsil (F_1) hibrid formalarında heterozis hadisəsi baş verir və bu zaman heterozis effektinin çox böyük hüdüd daxilində tərəddüd etdiyi təyin edilmişdir. Bunu isə üzüm bitkisinin çox böyük genetik heterogenliyə malik olması və davamlılığın isə poligen xarakterliliyi ilə izah etmək olar.

Həmçinin aparılan tədqiqat nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, ayrı-ayrı tip kombinasiyaların çarpazlaşdırılmasından istifadə etməklə filloksera və kökçürüdücü mikroorqanizmlərə davamlı birinci nəsildə heterozis effekti yüksək olan hibrid formaların alınması mümkündür.

Birinci nəsil (F_1) hibridlərində fillokseraya davamlılığın heterozis effektinin yüksək olması əsasən kombinasiya tiplərindən və valideyn cütlərinin seçimindən daha çox asılıdır.

Aparlan araşdırmalar zamanı müəyyən edilmişdir ki, filloksera və kökçürüdücü mikroorqanizmlərə davamlılıq donoru kimi növlərarası mürəkkəb hibridlərlə (Seyv Villar 12-375; Zeybel 13-666; Seyv Villar 18-315) zərərvericiyə müxtəlif davamlılığı ilə fərqlənən Avropa-Asiya növünə (*V.vinifera* L.) mənsub üzüm sortları arasında aparılan çarpazlaşdırılma nəticəsində alınmış birinci nəsil (F_1) hibridlərində dominantlıq dərəcəsi mənfi, lakin heterozis effekti çox yüksək olan hibridlərin alınması mümkündür.

ƏDƏBİYYAT

Əkbərov A.İ., Şıxlinski H.M., Məcidli İ.Q., Səlimov V.S. (2006) Növlərarası mürəkkəb hibridlərdə fillokseraya davamlılığın heterozisi. AzETÜŞİ-nun elmi əsərlərinin tematik məcmuəsi **XVIII:** 47-51.

Əkbərov A.İ., Şıxlinski H.M., Mustafayev E.S., Xiyavi K.H. (2007) Fillokseraya davamlılığın dominantlıq dərəcəsinin tədqiqi. AMEA-nın Botanika İnstitutunun elmi əsərləri **XXVII:** 297-300.

Səlimov V.S. (2007) Heterozis və ondan üzümün seleksiyasında istifadə. Azərbaycan Aqrar Elmi **6-7**: 40-44.

Şıxlinski H.M. (2001) Üzüm fillokserası və kökçürüdücü mikroorqanizmlır. Bakı, Çaşıoğlu: 170 s.

Şıxlinski H.M. (2004) Üzümün xəstəlikləri, zərərvericiləri və onlarla mübarizə üsulları. Bakı, Azərnəşr: 134 s.

Şıxlinski H.M. (2007) Kompleks süni yoluxma fonunda üzüm sort və formalarının filloksera və göbələk xəstəlikləri ilə sirayətlənmələrinin tədqiqi. AMEA-nın xəbərləri (biologiya elmləri seriyası) **5-6:** 158-165.

Абрамова З.В. (1992) Практикум по генетике. М., Агропромиздат: 224 с.

Гузун Н.И., Недов П.Н., Бербер П.Ф. (1976) Некоторые генетические закономерности при выведении сортов устойчивых к филлоксере. Отдаленная гибридизация растений в Молдавии. Кишинев, Штиинца: 26-27.

Гузун Н.И., Цыпко М.В., Оларь Ф.А., Гришина М.Н. (1975) Использование сложных гибридов в селекции винограда на групповую устойчивость. Селекция и генетика плодовых и винограда в Молдавии. Кишинев, Штиинца: 123-132.

Гуменюк Л.Г. (1978) Наследование признаков устойчивости и качества в F_1 при селекции на комплексную устойчивость. Задачи молодых ученых Молдавии по повышению науки в условиях специализации и концентрации сельского хозяйства. Кишинев: **1:** 193-194.

Гуменюк Л.Г. (1979) Гибридологический анализ гибридных сеянцев винограда F_1 по устойчивости и качеству. Защита винограда и плодовых культур от вредителей и болезней. Кишинев, Картя Молдовеняскэ: 71-83.

Зенищева Л. (1968) Наследуемость количественных признаков, определяющих устойчивость растений к полеганию. Сельскохозяйственная биология **3(5):** 790-794.

Недов П.Н. (1978) Филлоксерная проблема и селекция винограда на комплексный иммунитет к вредителям и болезням. Генетика и селекция винограда на иммунитет. Киев, Наукова Думка: 35-45.

Недов П.Н. (1985) Новые методы фитопатологических и иммунологических исследований в виноградарстве. Кишинев, Штиинца: 138 с.

Недов П.Н., Гулер А.П. (1987) Нормальная и патологическая анатомия корней винограда. Кишинев, Штиинца: 153 с.

Студенникова Н.Л. (2009) Проявление гетерозиса по хозяйственно ценным признакам у гибридов винограда. Материалы Международной научной конференции «Актуальные проблемы прикладной генетики, селекции и биотехнологии растений». Ялта: с. 101.

Топалэ Ш.Г. (2008) Создание корнесобственного винограда, устойчивого к филлоксере. Виноделие и виноградарство **1:** 40-41.

Топалэ Ш.Г., Даду К.Я. (2007) Филлоксера - проблема мирового виноградарства. Виноделие и виноградарство. Москва **5:** 44-46.

Г.М. Шихлинский

Исследование Степени Доминирования Филлоксероустойчивости и Гетерозисного Эффекта у Гибридов Винограда Первого Поколения (Fı)

Проводилось исследование степени доминирования устойчивости к филлоксере и гетерозисного эффекта гибридов винограда первого поколения (Fı), полученных в результате скрещивания устойчивых (2 балла) к филлоксере и микроорганизмам, вызывающим гниение корней с сортами Евроазиатского вида винограда (*V.vinifera* L.), отличающимися различной степенью устойчивости к вредителям.

H.M. Shikhlinski

Study of Dominance Degree of Phylloxera Tolerance and Heterosis Effect in Fı Hybrids of Grapes

The aim of investigation was to evaluate dominance degree of tolerance to phylloxera and heterosis effect in hybrids of Fı generation, obtained from crossing interspecific hybrids resistant to phylloxera and root decay causing microorganisms (2 score) with Eurasian grape varieties (*V.vinifera* L.) with different tolerance degree to pests.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 137-142 (2011)

Şimal-Şərqi Azərbaycanın Torpaq İbtidailəri Faunası

S.Ə. Eminova
AMEA Zoologiya İnstitutu, E-mail: nauka-205@mail.ru

Tədqiqatlar Şimal-Şərqi Azərbaycanın meşə və becərilən torpaqlarının infuzor və çanaqlı amöblərinin biomüxtəlifliyinin öyrənilməsinə həsr olunmuşdur. İlk dəfə olaraq 135 növ torpaq infuzoru və 91 növ çanaqlı amöb tapılmışdır. Ümumi saydan 16 növ infuzor və 12 növ çanaqlı amöb Qafqaz faunası üçün yenidir. Torpaq ibtidai birliklərinin quruluşunun dəyişməsinə görə antropogen təsirin müəyyənləşdirilməsi Azərbaycanın müxtəlif ərazilərinin torpaqlarının ekoloji vəziyyətinin müəyyənləşdirilməsi üçün ekspress-metod kimi təklif olunur.

Azərbaycanda, hətta dünya miqyasında torpaq infuzorları və çanaqlı amöbləri çox zəif öyrənilib və su biotoplarında yaşayanlarla müqayisədə sərbəstyaşayan torpaq infuzorlarının öyrənilməsinə bir qədər gec başlanmışdır. Şimal-şərqi Azərbaycanın Böyük Qafqaz dağətəyi torpaqlarının ibtidailəri ümumilə bizim tədqiqatlardan əvvəl öyrənilməmişdir.

2005-2007-ci illərdə Quba-Xaçmaz və Altıağac meşə zonalarında 180 nümunə toplanılmışdır. Bu nümunələr mümkün qədər qısa müddətdə laboratoriya şəraitində analiz olunmuşdur. Müxtəlif sahələrin infuzor və çanaqlı amöblərinin biomüxtəlifliyini və strukturunu qiymətləndirmək üçün ekoloji indekslərdən istifadə olunmuşdur - Simpsonun dominantlıq indeksi, Marqalefin növ müxtəlifliyi indeksi və Serensenin ümumilik indeksi.

2005-2007-ci illərdə Quba-Xaçmaz və Altıağac meşə torpaqlarında cəmi 135 növ infuzor və 91 növ və yarımnöv çanaqlı amöb qeydə alınmışdır. Onların ümumi sayından Qafqaz və Azərbaycan faunası üçün ilk dəfə olaraq 16 yeni növ infuzor və 12 yeni növ çanaqlı amöb qeydə alınmışdır (Cədvəl 1) (Эминова, 2009).

Şək. 1-dən göründüyü kimi həm infuzorların, həm də çanaqlı amöblərin ən çox növ müxtəlifliyi dağ-meşə zonasının torpaqlarında - uyğun olaraq 100 növ infuzor və 68 növ çanaqlı amöb (Алекперов и Эминова, 2007) qeydə alınmışdır. Hər 2 qrup ibtidailərin daha az növ müxtəlifliyi dağlıq çöl zonasının torpaqlarında - uyğun olaraq 85 növ infuzor və 65 növ çanaqlı amöb müşahidə olunmuşdur. Dağətəyi çöl zonasının torpaqlarında 70 növ infuzor və 30 növ çanaqlı amöb tapılmışdır. Böyük bağçaların və yeni bağ sahələrinin mədəni bitkilər olan torpaqlarında hər 2 qrup ibtidailərin növ müxtəlifliyi (45 növ infuzor və 20 növ çanaqlı amöb) minimum olmuşdur. Bütün hallarda sərbəstyaşayan torpaq ibtidailərinin dağ meşələri zonasının torpaqlarında olan maksimal növ müxtəlifliyi optimal rütubətliklə və bakterioflora və alqofloranın bolluğu ilə izah edilir. Dağ-meşə zonalarının torpaqlarında nadir sərbəstyaşayan infuzorların əksər evribiont nümayəndələri *Bryometopus, Hausmaniella, Mikrodiaphanosoma* və s. qeydə alınmışdır.

Çanaqlı amöblərın dağ-meşə torpaqlarında paylanma qanunauyğunluğu da oxşardır. Yuxarıda qeyd etdiklərimiz bizim tədqiqatlarla təsdiqlənir, çünki meşə zonası torpaqlarının sərilmiş və ən yuxarı (subüst) qatında *Arcella, Cyclopyxis, Centropyxis, Eyglypha* və *Trinema* kimi geniş yayılmış cinslərinin nümayəndələri çoxluq təşkil edirdi. 10-15 sm torpaq qatından bir qədər dərində çanaqlı amöblərin *Plagiopyxis və Nebela* kimi cinslərinin həqiqi torpaq növləri qeydə alınmışdır (Алекперов и Эминова, 2008).

Dağ-çöl və dağ-meşə torpaqlarında infuzorların növ tərkibinin və ümumi sayının Şək. 2-də göstərilmiş növ müxtəlifliyinin dəyişkənliyinin bir maksimumu vardır, o da yay vaxtına, yəni iyul və avqust aylarına düşür. Bu zaman torpağın 0-10 sm üst qatlarında onların ümumi sayı 380 ekz/dm^2 qiymətinə çatır. Yay aylarında *Colpoda, Tillina, Cirtolophosis* və *Drepanomonas* cinslərinin infuzor nümayəndələri çoxluq təşkil edir (Эминова и Алекперов, 2007).

Dağətəyi çöl torpaqlarında dağ-çöl zonasının torpaqları ilə müqayisədə infuzorların və çanaqlı amöblərın növ tərkibinin və ümumi sayının mövsüm üzrə dəyişmələrinin yaz və payız aylarına düşən iki inkişaf maksimumu, qış və yay aylarına düşən iki minimumu vardır (Şək. 2). Hər fəslin özünəməxsus növ tərkibi vardır.

Yaz aylarında dağətəyi-çöl zonasının torpaqlarında infuzorların ümumi sayı 215 ekz/dm^2 təşkil edir. Yay aylarında onların növ müxtəlifliyinin və kəmiyyət inkişafının sürəti bir qədər enir və ümumi sayı 75 ekz/dm^2 qiymətindən çox olmur (Эминова, 2008).

Payız aylarında dağətəyi çöl torpaqlarında infuzorların keyfiyyət və kəmiyyət inkişafının sürəti yenidən artır. Bu zaman infuzorların ümumi sayı 160 ekz/dm^2 təşkil edir. Çanaqlı amöbların sayı isə hətta maksimum inkişaf dövründə 115 ekz/dm^2 qiymətini aşmır, qış və yay aylarında isə onların minimumu uyğun olaraq 45 ekz/dm^2 və 70 ekz/dm^2 təşkil edir. Növ müxtəlifliyinin fəsillər boyu nəzərə çarpacaq qədər dəyişməsi qeydə alınmayıb.

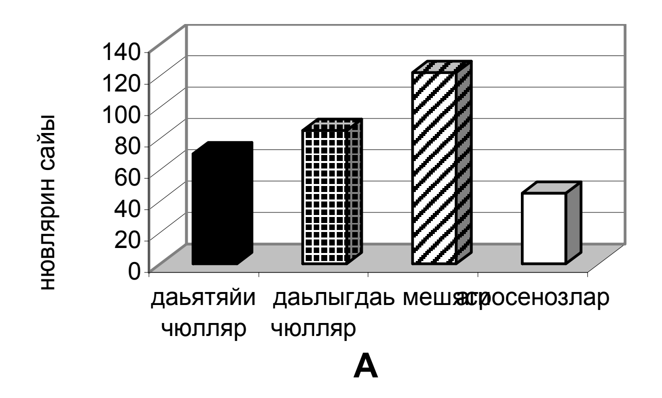
Cədvəl 1. Qafqaz faunası üçün yeni növ infuzor və çanaqlı amöblər və onların yayıldığı ərazilər.

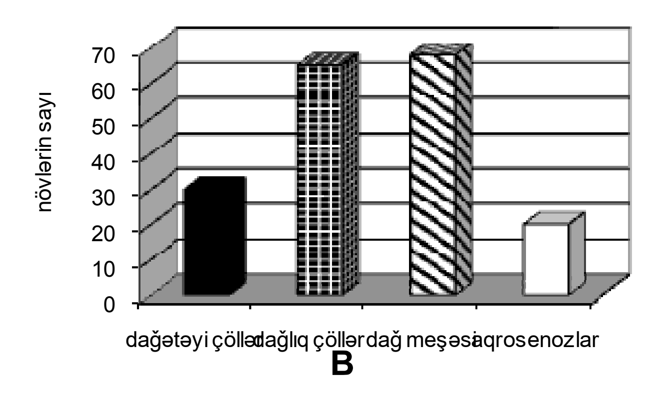
s/s	**Növ tərkibi** **İnfuzorlar. *Kinetofragminophora* (de Pytorac et al., 1974)**	**Xaçmaz**	**Quba**	**Qəçrəş**	**Altıağac**
1.	*Urotricha valida* (Song and Wilbert, 1989)	-	-	+	+
2.	*U.corlissiana* (Song and Wilbert, 1989)	-	-	+	+
3.	*Papillorhabdos carchesii* (Foissner, 1984)	+	+	-	+
4.	*Foissnerides helophagus* (Song and Wilbert, 1989)	-	-	+	+
5.	*Fuscheria lacustris* (Song and Wilbert, 1989)	-	+	-	+
6.	*Homalozoon vermiculare* (Stokes, 1887)	+	+	+	+
7.	*Dileptus jonesi* (Dragesco, 1963)	-	+	+	-
8.	*Latispathidium trancatum* (Stokes, 1885)	+	+	+	+
9.	*L.bimicronucleatum* (Stokes, 1885)	+	-	-	-
10.	*Protospathidium fusioplites* (Foissner et al., 2005)		+	+	+
11.	*Trochiliopsis opaca* (Penard, 1922)		+	-	-
12.	*Eriomophrya quadrinucleata* (Foissner et al., 2005)	+		+	+
13.	*Periholosticha paucicirrata* (Foissner et al., 2005)	-	+	+	+
14.	*Tigmokeronopsis jahodai* (Wicklow, 1981)	-	+	+	+
15.	*Thigmototaxis songi* (Chen, Chi, Hi, 2007)	-	+	+	+
16.	*Homalogastra setosa* (Kahl, 1926)				
	Çanaqlı amöblər. *Arcellinida* (Kent, 1880)				
1.	*Amphizanella violacea* (Greff, 1886)				
2.	*Penardochlamys arcelloides* (Penard, 1904)	-	+	+	+
3.	*Centropyxis anstriaca* (Laminger, 1971)	+	-	+	+
4.	*C.latior* (Bartos,1963)	-	+	+	+
5.	*Awerintzewia cyclostoma* (Penard, 1902)	-	-	+	-
6.	*Heleopera rosea* (Penard, 1890)	-	+	+	+
7.	*Hyalosphenia insecta* (Harnisch, 1938)	+	+	+	+
8.	*H.ovalis* (Wailes,1912)	-	-	+	+
9.	*Nebela certesi* (Penard, 1911)	+	+	+	-
10.	*N.martiali* (Certes,1889)	-	+	+	+
11.	*N.teres* (Jung, 1942)	-	-	+	+
12.	*N.gertrudeana* (Jung, 1942)	+	-	+	-

Müxtəlif torpaq biotoplarına görə alınmış nəticələri müqayisə etsək, infuzorlar və çanaqlı amöblər kimi sərbəstyaşayan torpaq ibtidailərinin dağlıq meşə zonası torpaqlarında olan maksimal növ müxtəlifliyini torpağın optimal rütubət rejimi və bakteriya və alqoflora kimi yemlik orqanizmlərinin bolluğu ilə izah etmək olar. Digər tərəfdən aqrosenozların becərilmiş torpaqlarında sərbəstyaşayan ibtidailərin minimal növ müxtəlifliyini ilk növbədə torpağın şumlanması kimi aqrotədbirlərin mənfi təsiri ilə izah edirlər, çünki bunun nəticəsində torpaqların üst qatlarının pozulması və qarışması və onların rütubətinin kəskin dəyişməsi baş verir.

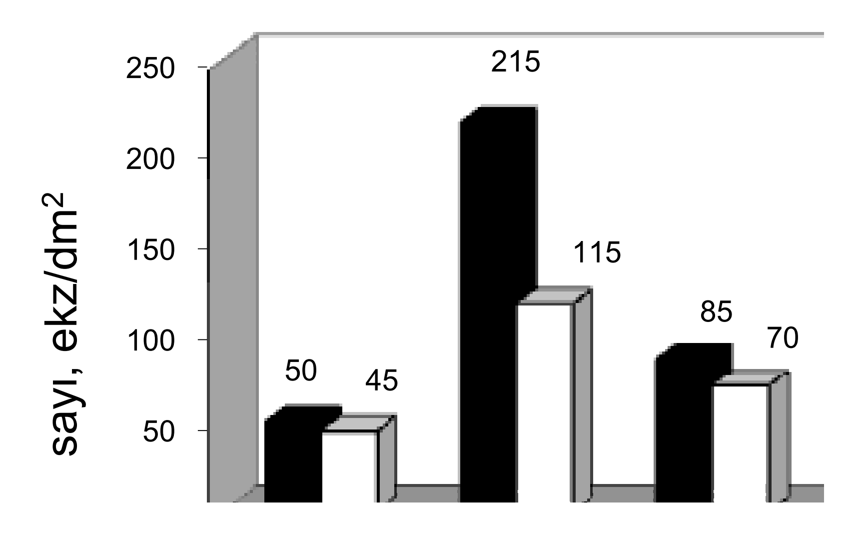
Daha dəqiq məlumatlar əldə etmək üçün Quba-Xaçmazın və Altıağacın müxtəlif landşaftlarında infuzor və çanaqlı amöblərin birliklərinin strukturunun müqayisəli nəticələri cədvəl 2-də göstərilmişdir. Cədvəl 2-dən görünür ki, torpaq infuzor birliklərinin dominantlıq indeksinin minimal qiyməti meşə zonalarında (0,26) və dağətəyi çöllərdə (0,35) olmuşdur və bu qrupun yaxşı halda olmasını göstərir. Məlumdur ki, birlikdə dominant növlər nə qədər çox olarsa, bir o qədər onun halı daha yaxşı olar və əksinə, əgər dominantlıq az sayda növlərdə rast gəlinərsə, onda birliyin halı qənaətbəxş olmur. Riyazi cəhətdən yaxşı hallarda bu dominantlıq indeksinin azaldılması ilə, əlverişsiz hallarda isə onun artması ilə ifadə olunur (Алекперов и Эминова, 2007).

Müxtəlif təbiət zonalarında paylanmış həm torpaq infuzorlarının, həm də çanaqlı amöblərin növ müxtəlifliyi arasındakı ümumilik bütün hallarda 31%-i aşmamışdır. Ən böyük fərqlər aqrosenoz torpaqlarının və dağ meşələrinin infuzor və çanaqlı amöblərinin növ müxtəlifliyinin müqayisəsində aşkar olunmuşdur - uyğun olaraq 9% və 8%. Növ müxtəlifliyinin ən aşağı ümumilik dərəcəsi dağlıq çöllər və dağ meşə zonaları torpaqlarının müqayisəsində aşkar olunmuşdur - 18% infuzorlarda və 11% çanaqlı amöblərdə.





Şək. 1. İnfuzorların (a) və çanaqlı amöblərin (b) öyrənilmiş torpaqlarda növ müxtəlifliyi.

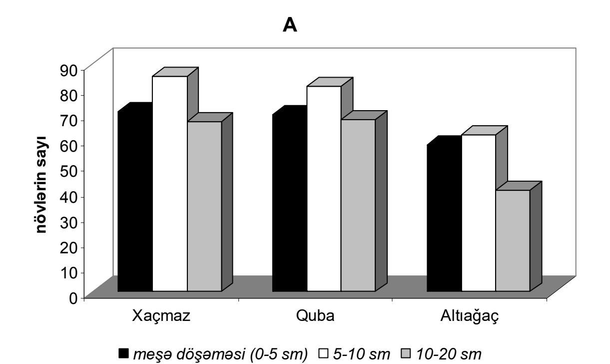


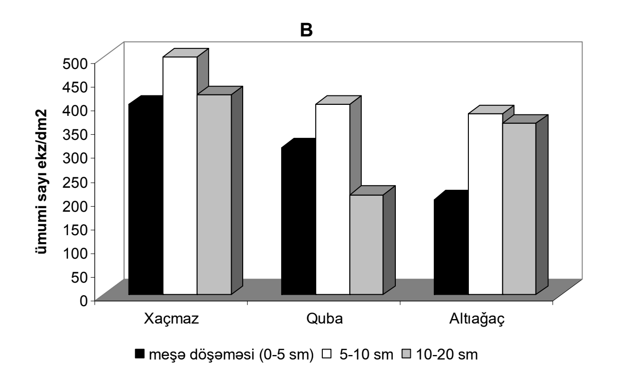
Şək. 2. Dağətəyi çöllərdə torpaq infuzorları və çanaqlı amöblərin ümumi sayının mövsüm üzrə dəyişməsi.

Şək. 3-dən göründüyü kimi çöl torpaqları infuzorlarının növ bolluğu bütün hallarda yuxarı qatlarda deyil, orta qatlarda müşahidə olunmuşdur. Belə ki, Xaçmaz və Quba rayonlarının çöl torpaqlarının 0-5 sm qatındakı növ bolluğu uyğun olaraq 71 və 70 növə, Altıağac torpaqlarında isə 58 növə bərabərdir. Xaçmaz, Quba və Altıağacın çöl torpaqlarının orta qatlarında sərbəstyaşayan infuzorların uyğun olaraq 85, 81 və 62 növü qeydə alınmışdır. Xaçmaz və Quba rayonlarının 10-20 sm torpaq qatlarında uyğun olaraq 67-68 növü, Altıağacda isə yalnız 40 infuzor növü qeydə alınmışdır.

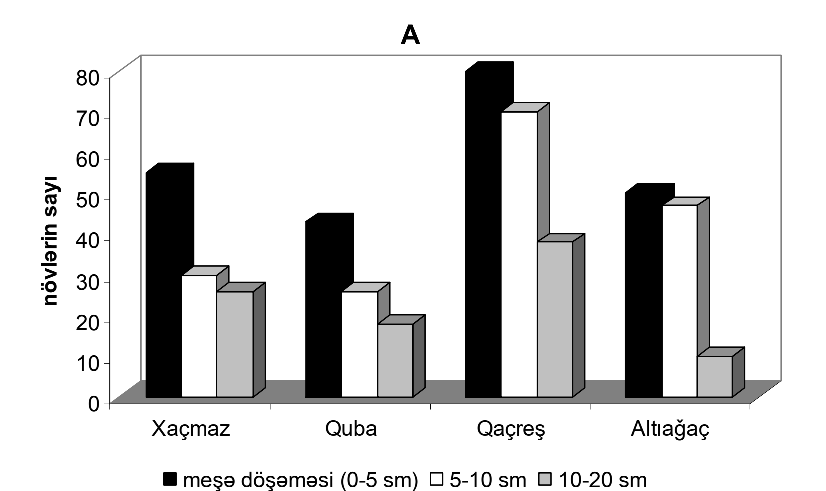
Cədvəl 2. Müxtəlif təbiət zonalarının torpaqlarında infuzor və çanaqlı amöblərin dominantlıq indeksinin və növ müxtəlifliyinin dəyişməsi.

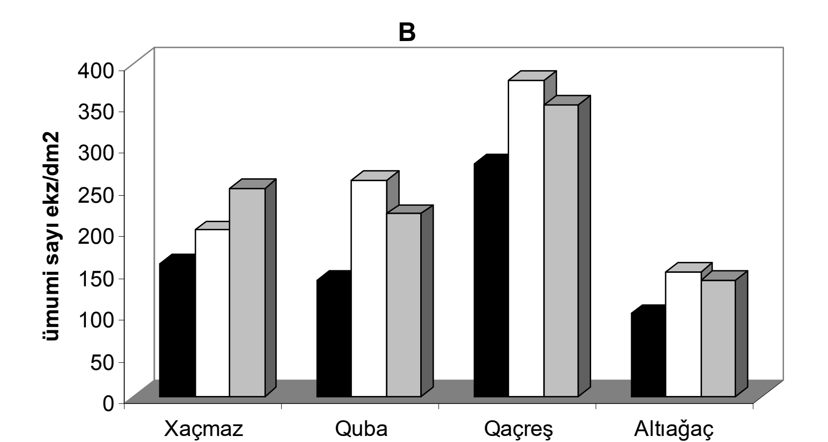
Təbiət zonaları	**İnfuzorlar**		**Çanaqlı amöblər**	
Dağətəyi çöllər	Dominatlıq indeksi	Növ müxtəlifliyi indeksi	Dominantlıq indeksi	Növ müxtəlifliyi indeksi
Dağətəyi çöllər	0,35	3,28	0,62	2,12
Dağ-çöl	0,73	1,16	0,41	4,63
Dağ-meşə	0,26	4,15	0,32	4,12
Aqrosenozlar	0,88	1,08	0,92	0,82





Şək. 3. 2005-2009-cu illərdə Quba-Xaçmaz və Altıağacın çöl torpaqlarında sərbəst-yaşayan infuzaorların növ bolluğunun (a) və ümumi sayının (b) şaquli paylanması.





Şək. 4. 2005-2009-cu illərdə Quba-Xaçmaz və Altıağacın çöl torpaqlarında çanaqlı amöblərin növ bolluğunun (a) və ümumi sayının (b) şaquli paylanması.

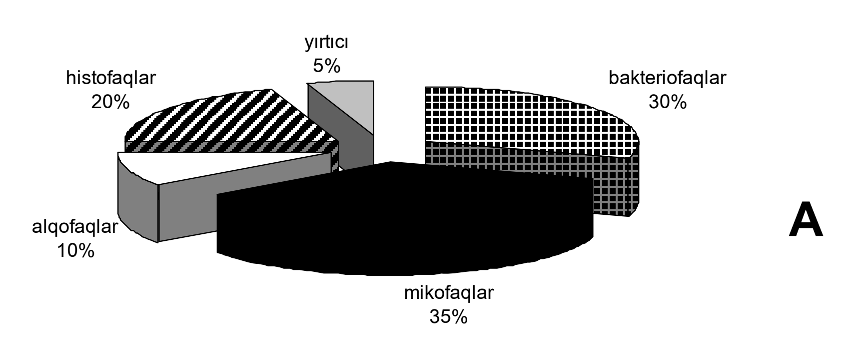
Şək. 4b-də göstərildiyi kimi çanaqlı amöblərın ümumi sayının ən yüksək həddi Qəçrəş torpaqlarında müşahidə olunmuşdur.

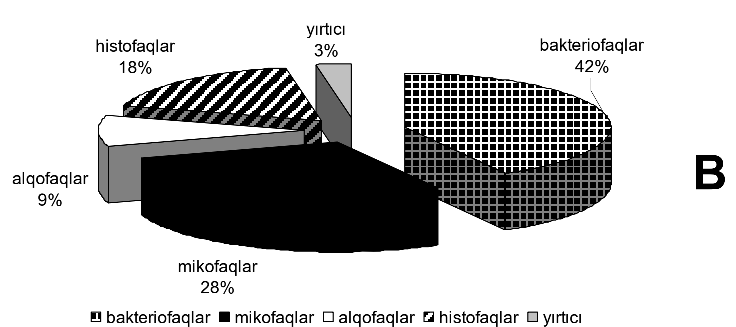
Qeyd etmək lazımdır ki, sayın hesablanması zamanı biz bütün hallarda yalnız diri çanaqlı amöbləri nəzərə almışıq və bu da real məlumatların alınmasına imkan vermişdir.

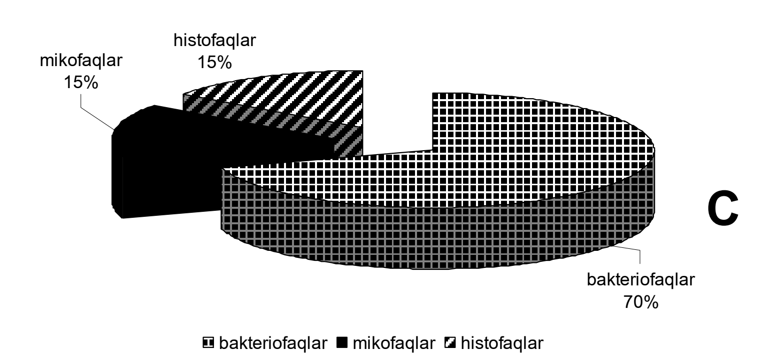
Şək. 5a-dan göründüyü kim meşə torpaqlarında mikofaq-infuzorlar ümumi sayın 35%-ni təşkil edir. Bunlardan sonra bir qədər çoxsaylı bakteriofaqlar qrupu hesab olunur və onlar ümumi sayın 30%-ni təşkil edir. Ən az faiz alqofaqlar (10%) və yırtıcı (5%) infuzor qruplarının payına düşür.

Analoji tədqiqatlar çəmən zonası torpaqlarında aparılmışdır və onların nəticələri Şək. 5b-də göstərilmişdir. Şəkildən görünür ki, bu biotopda da infuzorların trofik qruplarının nisbətində olan həmin qanunauyğunluq mövcuddur.

Aqrosenozların becərilmiş torpaqlarında infuzorların trofik qruplarının nisbətlərini tədqiq etdikdə müəyyənləşdirdik ki, alınmış nəticələr xeyli fərqlənir (Şək. 5b). Şək. 5b-dən göründüyü kimi, aqrosenoz torpaqlarında alqofaqlar və yırtıcılar qrupunun nümayəndələri tamamilə rast gəlinmir. İkinci fərqli xüsusiyyət odur ki, aqrosenoz torpaqlarında bakteriofaqların trofik qrupunun nümayəndələri 70%-lə tam dominantlıq təşkil edir. Aqrosenozların becərilmiş torpaqlarında mikrofaq və histofaq qruplarının payına ümumi sayın 15%-i düşür.







Şək. 5. Quba-Xaçmaz və Altıağacın təbii və becərilmiş torpaqları üzrə sərbəstyaşayan infuzorların trofik qruplarının nisbəti.

NƏTİCƏLƏR

1. İlk dəfə olaraq 135 növ torpaq infuzoru və 91 növ çanaqlı amöb tapılmışdır. Ümumi saydan 16 növ infuzor və 12 növ çanaqlı amöb Qafqaz faunası üçün yenidir.
2. Sərbəstyaşayan torpaq ibtidailərinin şaquli paylanma xarakteri həm təbii, həm də becərilmiş torpaqların ekspress qiymətləndirilməsi üçün istifadə oluna bilər.
3. İnfuzorların trofik qruplarının müqayisəli tədqiqi zamanı müəyyən olundu ki, meşə və çəmən torpaqlarından fərqli olaraq aqrosenoz torpaqlarında bakteriofaqlar dominantlıq təşkil edir (70%).

ƏDƏBİYYAT

Алекперов И.Х., Эминова С.А. (2007) Биоразнообразие свободноживущих *Protozoa* в естественных и окультуренных почвах Большого Кавказа (Северо-Восточный Азербайджан). Горные экосистемы и их компоненты, матер.межд.конф.13-18 августа 2007 г. ч.1., Москва: Товарищество научных изданий КМК: 28-30.

Алекперов И.Х., Эминова С.А. (2008) Особенности распределения свободноживущих простейших в лесных и окультуренных почвах Губа-Хачмазской зоны Азербайджана. Azərbaycan Respublikası Zooloqlar Cəmiyyətinin əsərləri. I cild, Bakı, Elm: 7-11.

Эминова С.А. (2008) Сезонные изменения видового состава и численности инфузорий и раковинных амеб в лесных почвах Северо-Восточного Азербайджана. Доклады НАН Азербайджана **LXIV(6):** 89-93.

Эминова С.А. (2009) Видовой состав свободноживущих простейших лесных и окультуренных почв Северо-Восточного Азербайджана. Агрономия и Агроэкология, **7(3):** 65-68.

Эминова С.А., Алекперов И.Х. (2007) Видовой состав и сезонные изменения свободноживущих почвенных простейших предгорий Большого Кавказа Северо-Восточного Азербайджана, Горные экосистемы и их компоненты, матер. междун. конф. 13-18 августа 2007 г. ч.3., Москва: Товарищество научных изданий КМК: 203-205.

С.А. Эминова

Фауна Почвенных Простейших Северо-Восточного Азербайджана

В статье приводятся результаты исследований биоразнообразия инфузорий и раковинных амеб лесных и окультуренных почв Северо-Восточного Азербайджана. Впервые в почвах изученного региона найдено 135 видов почвенных инфузорий и 91 вид раковинных амеб. Из общего числа 16 видов инфузорий и 12 видов раковинных амеб впервые отмечены для фауны Кавказа. Изучено вертикальное распределение видового обилия и общей численности свободноживущих инфузорий и раковинных амеб в различных почвах нескольких районов Северо-Восточного Азербайджана, характер которого может быть использован как экспресс оценка качества естественных и окультуренных земель.

S.A. Eminova

Fauna of the Soil Protozoa of the Northern-East Azerbaijan

In this paper investigation results of ciliates and testate amoebae biodiversity in the forest and cultivate soils of Northern-East Azerbaijan are given. 135 species of the soil ciliates and 91 species of the testate amoebae were found. 16 species of ciliates and 11 species of testate amoebae were first reported for the Caucasus fauna. The vertical distribution of species richness and general quantity of the free-living ciliates and testate amoebae in the different soils of several regions of the Northern-East Azerbaijan were carried out. Its disposition can be used as express method for evaluation the quality of native and cultivate soils.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 143-146 (2011)

Abşeronda Meyvə Bitkilərinə Zərərverən Başlıca Yastıcaların (*Homoptera, Coccidea*) Sayının Biotənzimlənməsində Yırtıcıların (*Coleoptera, Coccinellidae*) Rolu

İ.E. Mustafayeva
AMEA Zoologiya İnstitutu, E-mail: mustafayeva_irada@mail.ru

Abşeron yarımadasında meyvə ağaclarına zərərverən 22 növ yastıca aşkar edilmişdir. Müəyyən olunmuşdur ki, onların sayının biotənzimlənməsində 10 növ parabüzən yırtıcısının rolu böyükdür. Onlardan zərərvericilərə qarşı bioloji mübarizədə istifadə etmək məqsədilə, onların bioekoloji xüsusiyyətləri, təsərrüfat əhəmiyyəti və yayılmaları haqda məlumatlar əldə edilmişdir. Bununla yanaşı faydalı parabüzən növlərinin laboratoriya şəraitində çoxaldılıb meyvə bağlarına buraxılması yolları araşdırılır.

Son illər Respublika hökumətinin ərzaq proqramı ilə əlaqədar sərəncamlarında meyvəçilik təsərrüfatlarının genişlənməsi ilə yanaşı keyfiyyətli meyvə məhsullarının yetişdirilməsi əsas məsələlərdən birinə çevrilmişdir. Bu məqsədlə də meyvəçilik təsərrüfatlarında meyvə bitkilərinə zərərverən həşəratların öyrənilməsi və onlara qarşı bioloji mübarizə tədbirlərinin aparılması (xüsusilə yerli entomofaqlardan istifadə etməklə) günün ən vacib problemlərindən biridir.

Bioloji mübarizə üsulu həm ekoloji, həm də iqtisadi cəhətdən əlverişlidir. Bu üsulun aparılmasında zərərvericilərin təbii düşmənləri olan yırtıcı və parazit həşəratlardan (entomofaqlardan) istifadə olunur. Bu baxımdan hər bir regionun entomofaunasının tərkibinə daxil olan faydalı həşəratların öyrənilməsi vacibdir.

Abşeron yarımadasında aparılan tədqiqat işləri nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, meyvə bitkilərinə zərərverən 22 növ yastıcanın biotənzimlənməsində 18 növ yırtıcı parabüzən fəaliyyət göstərir. Onlardan daha əhəmiyyətlisi və bioloji mübarizədə istifadə edilməsi mümkün olan 10 növ parabüzənin bioekoloji xüsusiyyətləri, yayılması və təsərrüfat əhəmiyyəti haqda məlumat verməyi lazım bilirik.

***Chilocorus bipustulatus* L. – İkinöqtəli xilokorus.** Abşeron ərazisində hər yerdə yayılmışdır və demək olar ki, kütləvi yayılan növlərdən biridir. Təbiətdə ona aprel ayının əvvəlindən oktyabr ayının sonuna qədər rast gəlmək olur. Yay aylarında zeytun, qovaq, şam ağaclarında yırtıcının sayı yüksək olur. Bu müddətdə cavan şaftalı ağacının 1 metr gövdəsi üzərində 8-10 xilokorus yırtıcısı müşahidə edilmişdir.

İki nöqtəli xilokorus ovalşəkilli, yığcam bədənli, başı qabarıqdır və iri mürəkkəb gözlərə malikdir. Ağız tərəfi sarımtıldır, qaramtıl-qırmızıya çalan rəng çalarları vardır. Meyvə bağlarında əsas qidasını təşkil edən *Diaspidae* fəsiləsinə mənsub olan növlərdir. İl ərzində iki nəsil verir. Birinci nəslə iyun ayının sonunda, ikinci nəslə isə sentyabrın əvvəllərində rast gəlinir. İsti yay günlərində bükülmüş yarpaqlar arasında və ağacların (ərik, şaftalı, gavalı, armud, alma və s.) qabığı altında sükunət dövrü keçirirlər. Qışlaması tək-tək olmaqla, ağacların qabığı altında (günəşə tərəf hissələrdə) keçir. Meyvə ağaclarından başqa yabanı bitkilər üzərində də rast gəlinir. Oliqofaq olmaqla mənənə və yastıcalara qarşı ən effektli növ hesab edilir (Дядечко, 1954). Əsas qidasını təşkil edən yastıcalar olmadıqda yumşaq yastıca, akasiya yastıcası, gavalı yastıcası və yalançı yastıcalarla qidalanır (Рубцов, 1954).

Yayılması: Qərbi Avropa, SSSR-nin Avropa hissəsi, Qafqaz, Orta Asiya, Sibir, Uzaq Şərq (Рубцов, 1954; Мехтиев, 1967).

***Exochomus quadripustulatus* L. – Dörd ləkəli exzoxomus.** Böcək qara rəngdə olub, qanadları üzərində dörd kiçik ləkə var, tükcüklərlə örtülüdür. Baş hissəsi haşiyəlidir. 3-5 mm. ölçüsündədir. Yalançı yastıcaların tələf edilməsində bu parabüzənin böyük əhəmiyyəti vardır. Ayrı-ayrı mütəxəssislər bu entomofaqın, yalançı və tənək yastıcasının (Дядечко, 1954) məxsusi yırtıcısı olduğunu xarakterizə etmişlər. Azərbaycanın hər bir təbii zonasında geniş yayılıb və çoxsaylı növdür (Мехтиев, 1967).

Abşeronun hər bir qəsəbəsində təsadüf olunur.

Müşahidələrə əsasən ən çox meyvə ağaclarında (alma, gavalı, şaftalı, ərik) rast gəlinir. Bakı şəhəri küçələrində əkilən qovaq ağaclarından da toplanmışdır. Böcək yalançı yastıcalarla daha çox qidalanır. Abşeronda böcəklərə yaz aylarında (iyunun axırı, iyulun əvvəli) rast gəlinir. Bu müddət, onların birinci nəsilvermə dövrü hesab edilir. Qışlamaları ağacların qabığı altında keçir.

Abşeronda, xüsusilə unlu yastıcaların miqdarının tənzimlənməsində əhəmiyyətli dərəcədə rol oynayır.

Yayılması: Qərbi Avropa, SSSR-nin Avropa hissəsi, Qafqaz, Orta Asiya, Sibir, Uzaq Şərq (Дядечко, 1954).

***Exochomus flavipes* Thunb. – Sarıayaq exzoxomus.** Meyvə ağaclarına zərər verən yastıcaların məhv olunmasında mühüm rol oynayır. Formasına görə başqa parabüzən növlərindən çox da fərqlənmir. Qanadüstlüyü qaradır, heç bir ləkə və nöqtəsi yoxdur. Qırmızı sarımtıl çalarları var və bu hissə nisbətən böyükdür. Ayağındakı caynaqlar dişlidir. Bud hissədə az sarı ləkələr vardır. Böyüklüyü 4-4,5 mm-dir.

Abşeronda xüsusən də kol və yarımkol, ən çox da yabanı bitgilər üzərində yayılıb. Bostan bitkilərində və yoncalıq sahələrdə yastıcalarla qidalanır. Quru otların altında da qışlayırlar. Qış sığınacaqlarından martın axırında çıxırlar. İl ərzində bir nəsil verirlər.

Abşeronda, xüsusilə Bakı şəhərində bağlarda, parklarda tək-tək hallarda təsadüf olunur. Yırtıcı üzərində müşahidələr iyul və avqust aylarında həyata keçirilib.

Yayılması: Qərbi Avropa, SSSR-nin Avropa hissəsi, Ukrayna, Qafqaz, Orta Asiya (Дядечко, 1954).

***Sidis biguttatus* Muls. – İkiləkəli sidis.** Sidis cinsinin növləri unlu yastıcalarla qidalanmasına görə xarakterizə olunurlar. Abşeronda azsaylı növdür. Meyvə ağaclarının yastıca və mənənə ilə yoluxmuş yarpaqları üzərində Bakı şəhərində, Zığ qəsəbəsində, Maştağada, Sabunçuda rast gəlinmişdir.

Bu yırtıcılar tut ağacı üzərində parazitlik edən Komstok yastıcası topasında, akasiya və dəfnə ağacında parazitlik edən Avstraliya novşəkilli yastıcası topasında da aşkar edilmişdir. İyundan sentyabra kimi olan müddətdə ayrı-ayrı yastıca topalarında 1-2 böcəyə rast gəlinir.

Yabanı bitkilər üzərində yastıcalarla və qismən də mənənələrlə qidalanırlar. Böyüklüyü 1,5-1,8 mm. olub, rəngi qaradır. Qanad üstlüyünün tən ortasında qara rəngə bulaşmış iki solğun qırmızı nöqtələr var. Üzəri qısa tüklərlə örtülüb, toppuza bənzər 5 buğumlu bığcığı var. Qışlama dövrünü qidalandığı sahələrdə quru yarpaqlara qarışmış çöplərin altında keçirir.

İkiləkəli sidis adları çəkilən yastıcaların, əsasən Komstok yastıcasının sayının tənzimlənməsində mühüm rol oynayır.

Yayılması: Qərbi Avropa, İran, Kiçik Asiya, Zaqafqaziya (Mehdiyev, 2005).

***Scymnus (Nephus) bipunctatus* Kug. – İkiləkəli nefus.** Abşeronda mezofil stansiyalarda daha çox təsadüf olunur. Unlu yastıca və Komstok yastıcası ilə qidalanırlar.

Abşeronda əsasən yabanı bitkilər üzərində (çətirçiçəklilər) və yoncalıq biosenozlarında rast gəlinir. Yastıcalarla qidalanır. Həmin sahələrdə də quru xəzəllərin altında qışlayırlar.

Yayılması: Qərbi Avropa, Kiçik Asiya, Qafqaz, Orta Asiya (Дядечко, 1954; Mehdiyev, 2005).

***Adonia variegate* Goeze. – Dəyişkən parabüzən.** Qanadüstlüyü sarımtıldır və ya sarıdır, tüksüzdür, üzərində 9 ədəd müxtəlif böyüklükdə qara nöqtələri var. İkisi bədənin aşağı hissəsində olub, nisbətən iridir, ikisi orta böyüklükdə, ikisi isə kiçikdir, bədəninin yarıdan aşağı hissəsində yerləşirlər. Biri orta böyüklükdə olan nöqtə hər iki qanadın baş hissəyə birləşdiyi yerdir, qalan ikisi qanadın başa yaxın yerində, uc tərəfində yandadır ki, bunlar da nisbətən kiçikdirlər. Alın hissədə cüt mürəkkəb gözləri aydın bilinir. Üst dodaq nisbətən iridir, ağız hissə sarıdır. Uzun toppuzvari, sarı bığcıqları var. Ayaqları tünd sarıdır. Böyüklüyü 2-5 mm-r.

Abşeronun bütün qəsəbələrində yayılıb. Kifayət qədər çoxsaylıdır. Yüksək çoxalma qabiliyyətinə malikdir. Əsasən yoncada bostan-tərəvəz sahələrində, yabanı otlarda və meyvə ağaclarında rast gəlinir. Qışlama dövrünü bağlarda və bəzən də meşələrin kənarında, xəzəlin altında keçirir. İsti yay günlərində bükülmüş yarpaqlar içərisində sükunət halına keçirlər. İldə iki nəsil verirlər. Birinci nəsil may ayının axırı-iyunun əvvəlində, ikinci nəsil sentyabrın ortalarından başlayır və oktyabrın əvvəlində başa çatır.

Yayılması: Qərbi Avropa, Afrika, Sibir, Orta Asiya (Дядечко, 1954; Mehdiyev, 2005).

***Adalia bipunctata* L. – İkinöqtəli adaliya parabüzəni.** Bədəni oval şəklində olub, başı parlaq, qaradır və iki ağ ləkəsi var, yandan ağ haşiyəlidir. İri mürəkkəb gözləri aydın bilinir. Uzun bığcıqlarında buğumlar və uc hissəsində toppuzvari yoğunlaşma aydın görünür. Ağız hissə tünd sarıdır, dodaq uzanıb və parlaqdır, tüksüzdür. Ayaqları tünd qaradır, caynaqları enliləşmiş dişciklərə malikdir ki, bu da ağaclarda yayılan böcəklərin əsas əlamətləridir. Qanadüstlükləri əsasən sarıdır, lakin dəyişkəndir. Hər qanad üstlüyündə, tən ortada iki qara nöqtəsi var. Böyüklükləri 3,5-5,5 mm-dir. Ən çox qoz və qovaq yastıcaları ilə qidalanır. Qidalandıqları ağaclarda alt yaruslarda olan yarpaqların alt tərəfinə, yastıca və mənənə koloniyalarının arasına 300-ə yaxın yumurta qoyurlar. Hər yumurta topasında 5-30 yumurta olur. Bunların inkişaf-inkubasiya dövrü 4-5 gün olur. Sürfənin ümumi inkişafı temperaturdan və qida bolluğundan asılı olaraq 16-22 gün çəkir, pup mərhələsi 4-5 günə inkişaf edir. İl ərzində iki nəsil verirlər. Çoxalma aprel ayının sonundan başlayır, mayın əvvəlində yekunlaşır. İkinci nəsil avqustun sonu sentyabrın əvvəlləri inkişafa başlayır.

Qışlama əsasən qidalandığı ağaclarda qabığın altında, günəşə tərəf hissədə keçməklə, oktyabr

ayının ikinci yarısından, martın ikinci yarısına qədər davam edir.

<u>**Yayılması:**</u> Avropa, Afrika, Asiya, Şimali Amerika (Дядечко, 1954; Mehdiyev, 2005).

Adalia decimpunctata **L. – Onnöqtəli adaliya parabüzəni.** Bədən forması yumrudur, qanadlarının üzəri sarımtıl və bir az da qırmızıya çalır. Üzərində simmetrik olaraq on ədəd eyni böyüklükdə qara nöqtələri var. Əsasən azsaylıdır. Abşeronun Novxanı, Maştağa və Mərdəkan qəsəbələrində rast gəlinir. Qoz və qovaq yastıcası ilə qidalanırlar. Yüksək temperatur şəraitində yaşlı sürfələr daha fəal olurlar. Bir qayda olaraq yumurtalarını qoz ağaclarının aşağı hissələrində olan yarpaqların alt tərəfinə, yastıca topasının arasına qoyurlar.

Qoz ağacının qurumuş hissəsində qabıq altında, günəş düşən tərəfdə qışlayırlar. Qış sığınacaqlarına oktyabr ayının ikinci yarısından çəkilirlər. Aprel ayının ortalarından ağaclara yayılmağa başlayırlar.

<u>**Yayılması:**</u> Avropa, Qafqaz, Asiya, Şimali Amerika (Дядечко, 1954; Mehdiyev, 2005).

Coccinella septempunctata **L. – Yeddi nöqtəli parabüzən.** Azərbaycan, o cümlədən Abşeron üçün adi növdür. Bütün təbii zonalarda, əksər biotoplarda və stasiyalarda yayılıb. Əsasən bağlarda və meşələrin kənarında quru otların və xəzəllərin altında qışlayırlar. Qışlama üçün seçilən yerlər adi torpaq səthindən dik olur ki, qar əridikdə oranı su basmasın.

Abşeron şəraitində böcəklər aprel ayının birinci ongünlüyündə yabanı kolların üzərində görünməyə başlayırlar. Tədricən aqresenozlara və bağlara miqrasiya edirlər. Hər böcək gün ərzində 200-300-ə qədər yastıca yeyir, sürfələr isə daha intensiv qidalanır.

Azərbaycanda, o cümlədən Abşeron şəraitində il ərzində iki nəsil verirlər. Birinci nəsil mayın ikinci yarısından iyul ayının əvvəlinə qədər davam edir. Yumurtalarını aşağı yaruslara, yarpaqların alt tərəfinə qoyması onların inkişafının normal getməsini təmin edən mikroiqlimlə əlaqədardır. Adətən dağətəyi və düzənlik hissələrdə yeddi nöqtəli parabüzənlər 650-dən artıq yumurta qoyurlar. Bunların 60-75%-dən sürfə çıxır. Ikinci nəsildə dişi 400-ə qədər yumurta qoyur (10 gün ərzində). İkinci nəsildən sonra qışlamaya hazırlaşan böcəklər çox sürətlə qidalanırlar. Oktyabr ayının sonu, noyabrın əvvəllərində bunlarda tam qışlama dövrü başlayır.

Ümumiyyətlə parabüzənlərin bütün həyati proseslərinin intensivliyi: qidalanması, sürfələrin qabıq dəyişməsi və ümumi inkişafının sürəti temperaturdan asılıdır.

<u>**Yayılması:**</u> Avropa, Şimali Afrika, Asiya, Qafqaz (Дядечко, 1954; Mehdiyev, 2005).

Synharmonia conglobata **L. – Ağac sinqarmoniyası parabüzəni.** Bu növ Abşeron ərazisində geniş yayılmışdır. Bunların əsas spesifik qidasını qoz və qovaq ağacında olan müxtəlif yastıcalar təşkil edir. Bədən öz görünüşünə görə bəzən ağımtıl, bəzən də biraz sarımtıl qara nöqtələr və ya ləkələrin birləşməsindən haşiyəli, harmonik və əlvan rəngi ilə diqqəti cəlb edir. Bədən forması uzunsovdur. Çox da böyük olmayan mürəkkəb gözləri aydın görünür. Sarı, qısa bığcıqları nisbətən tünddür. Ağız ətrafı sarımtıldır. Qanad üstlüyünün rəngi dəyişkəndir. Müxtəlif populyasiyalarda müxtəlif variasiyalar müşahidə olunur. Ayaqları sarıdır, dişli caynaqları onların ağaclar üzərində şaquli hərəkətini asanlaşdırır. Bunların rəng müxtəlifliyi, rəng çalarları hər fərdin özünü başqalaşdırır. Ən çox ağacların sıx yerlərində, meyvə bağlarında rast gəlinir. Böyüklüyü 3,5-5 mm-ə qədər olur. Mərdəkan qəsəbəsində ildə iki nəsil verirlər.

Qış sığınacaqları əsasən qovaq və qoz ağaclarının qabıq altıdır. Burada da onların düzülüşündə bir harmoniya var. Əsasən oktyabrın əvvəllərindən qış sığınacaqlarına toplaşan böcəklər, aprel ayının ikinci yarısından ağaclarda görünməyə başlayırlar.

<u>**Yayılması:**</u> Avropa, Şimali Afrika, Asiya (Дядечко, 1954; Mehdiyev, 2005)

TƏŞƏKKÜRLƏR

İşin yerinə yetirilməsində öz köməkliyini göstərən hər bir insana öz minnətdarlığımı bildirirəm.

ƏDƏBİYYAT

Mehdiyev A. (2005) Naxçıvanın faydalı həşəratları və onların mühafizəsi. Naxçıvan, İran. (Hadi): 45-101.

Дядечко Н.П. (1954) Кокцинеллиды Украинской ССР. Киев: 232 с.

Мехтиев А.М. (1967) Кокцинеллиды Азербайджана и возможности использования их в биологическом методе борьбы с вредителям сельскохозяйственным культур. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н.. Баку: 23 с.

Рубцов И.А. (1954) Вредители цитрусовых и их естественные враги. М., Наука: 153 с.

И.Э. Мустафаева

Роль Хищников в Регуляции Численности Основных Видов Щитовок «*Homoptera, Coccidea*», Вредящих Плодовым Культурам на Апшероне

Выявлено 22 вида щитовок, вредящих плодовым культурам на Апшероне. Кроме этого установлено, что в регуляции их численности играют роль 10 видов кокцинеллид. Изучены их биоекологические особенности и хозяйственное значение. Исследуются методы размножения полезных щитовок в лабораторных условиях и распространения их по плодовым садам.

I.E. Mustaphayeva

The Role of Predators in Regulation of the Number of Core Coccids (*Homoptera, Coccidae*), Harmful to Fruit Crops in Absheron

22 species of coccids injuring fruit crops in Absheron were identified. In addition, it was established that 10 species of coccinellids participate in the regulation of their number. The bioecological characteristics and economic importance were studied. Methods of breeding of useful coccids in the laboratory and spreading them on the fruit trees were investigated.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 147-150 (2011)

Naxçıvan Muxtar Respublikasının Dağətəyi Ərazilərində İribuynuzlu Heyvanların Monieziozunun Yaş Dinamikası

E.N. Məmmədov
AMEA Naxçıvan Bölməsi Bioresurslar İnstitutu, Babək kğz. 10, Naxçıvan ş., AZ 7000,
E-mail: t_talibov@mail.ru

Məqalədə Naxçıvan Muxtar Respublikasının dağətəyi ərazilərində saxlanılan iribuynuzlu heyvanlarda monieziozun yayılma intensivliyi, eləcə də helmintozun yaş dinamikası araşdırılmışdır. Invaziyanın yayılmasında müstəsna rol oynayan aralıq sahiblər–oribatid gənələrinin dağətəyi otlaqlarda yayılma xüsusiyyətəlri tədqiq edilmişdir.

GİRİŞ

Naxçıvan MR ərazi baxımından tipik dağlıq ölkə olmaqla, buradakı dağətəyi otlaqlar kənd təsərrüfatı heyvanları üçün mühüm qida bazasıdır. Eyni zamanda ərazinin spesifikliyi burada xarakterik helmintfaunanın formalaşmasına şərait yaradır. Aparılmış bəzi tədqiqatlarda dağətəyi ərazilərdəki otlaqların helmintoloji xüsusiyyətləri öyrənilmişdir. Bunlara baxmayaraq ərazilərdəki otlaqlardan istifadə edən iribuynuzlu heyvanlarda bir sıra helmintozların yayılma xüsusiyyətləri, eləcə də çox tez-tez müşahidə edilən monieziozla yoluxma intesivliyi öyrənilməmişdir. Bu baxımdan, Muxtar Respublikanın dağətəyi ərazilərində saxlanılan, əksər iribuynuzlu heyvanalrda müşahidə edilən, monieziozun müxtəlif yaş qruplarında yayılma dərəcələri, eləcə də mövsümi xüsusiyyətlərinin tədqiqi əhəmiyyətli məsələlərdəndir.

İribuynuzlu heyvanalarda monieziozun törədicisi *Cyclphyllidea* dəstəsinə daxil edilən, *Anoplocephalidae* ailəsinin *Moniezia* cinsindən olan sestodlardır ki, bunların da *Moniezia expansa,* və *M.benedeni* növləri nazik bağırsaqda parazitlik edir. Bu biohelmintlərə görə əksər otlaqlar qeyri-sağlam hesab edilir. Bunun əsas səbəbi ərazilərdə helmintlərin inkişafı üçün zəruri olan aralıq sahiblərinin varlığı, həmçinin onların yayılması üçün əlverişli şəraitin olmasıdır. Ümumiyyətlə, *Anoplocephalidae* ailəsinə mənsub olan sestodlar öz morfoloji quruluşlarına, ölçülərinə və yumurtalarının formalarına görə bir-birlərindən fərqlənirlər (Котельников, 1984).

Heyvanların kalı ilə mütəmadi olaraq helmintin strobilasından ayrılan yetkin buğumlar ətraf mühitə – otlaq və su sahələrinə xaric edilir. Hər bir buğumda külli miqdarda helmint yumurtaları olur. Monieziyalar biohelmint olduğundan, onların inkişafının ilkin mərhələləri otlaq gənələri oribatidlərin iştirakı ilə gedir. Oribatidlər çox kiçik torpaq həşəratları olmaqla (0,4-0,8 mm), torpağın 5-10 sm üst qatında bitki çürüntüləri ilə qidalanırlar. Müxtəlif ədəbiyyatlarda oribatidlərin 1 m^2 torpaqda 500-3000 ədəd olması haqqında məlumatlara rast gəlininir (Ивашкин и др., 1989). Saprofit canlılar olan oribatid gənələri çox vaxt bitki çürüntüləri ilə bərabər ətraf mühitə düşən monieziya yumurtalarını da qida kimi qəbul edir. Gənənin həzm borusunda yumurtadan helmintin sürfəsi onkosfera xaric olur və həşəratın bədən boşluğuna keçərək, invazion sistiserkoid mərhələsinə çatır. Bu inkişaf dövriyyəsi abiotik mühitin temperaturundan asılı olaraq 52-125 günə başa çatır. Kənd təsərrüfatı heyvanları otlaqlarda daxilində yoluxdurma qabliyyətli sistiserkoid olan gənələri otlarla birlikdə yedikdən sonra, 25-50 gün müddətində heyvanın, yəni əsas sahibin bağırsaqlarında yetkin helmint əmələ gəlir.

Müəyyən edilmişdir ki, aralıq sahibləri - gənələr bütün otlaq dövrü monieziya yumurtaları ilə yoluxurlar. Ancaq, ilin fəsillərindən, quraqlıq və yağıntının miqdarından asılı olaraq, yoluxma intensivliyi fərqli olur. Orbatid gənələri invaziyanı bütün yaşama dövrləri ərzində, yəni iki ilə yaxın müddətdə daşıyırlar (Филиппов, 1988). Ona görə də iribuynuzlu heyvanlar otlaqlarda invazion sürfələrlə bütün il boyu yoluxa bilirlər. Lakin, sistiserkoidlərin oribatidlərin orqanizmində inkişafından asılı olaraq, yazda və payızda daha intensiv yoluxma müşahidə edilir.

MATERİAL VƏ METODLAR

Naxçıvan MR-in dağətəyi otlaqlarında otarılan iribuynyzlu heyvanlarda monieziyaların yayılma dərəcəsini öyrənmək məqsədilə 2005-2006-ci illərdə Şərur, Şahbuz, Culfa və Ordubad rayonları ərazilərindəki 1500-2000 m dəniz səviyyəsindən yüksəkliklərdəki sahələrdən, şəxsi və fermer təsərrüfatlarında saxlanılan heyvanlardan, ilin müxtəlif fəsillərində 678 kal nümunələri götürülərək, laboratoriyada Fülleborn üsulu ilə koproloji müayinə

edildi. Bundan əlavə, qeyd olunan ərazilərdəki təsərrüfatlarda kəsilmiş 48 iribuynuzlu heyvanın (1-12 yaş aralığında) və ölmüş 6-7 aylıq 8 buzovun nazik bağırsağındakı möhtəviyyat götürülərək, laboratoriyada ardıcıl yuma usulu ilə helmintoloji müayinə edildi. Bağırsaqdan tapılan helmint nümunələri isə helmint təyinediciləri, eləcə də perfokart təyinediciyə əsaslanaraq müəyyənləşdirildi və helmintlər 2%-li formalin məhlulunda konservləşdirildi (Ивашкин и др., 1989).

Monieziyalar biohelmint olduqlarından, onların inkişafının müəyyən mərhələsi torpaq və otlaqlarda yaşayan oribatid gənələrinin iştirakı ilə gedir. Bu həşəratların otlaqlarda intensiv yayılması, monieziozun inkişafını daha da sürətləndirir. Otlaq sahələrindən götürülmüş 492 torpaq və bitki çürüntüləri olan nümunələrdə oribatid gənələrini müəyyən etmək üçün Tulqren aparatından istifadə edildi. Bunun üçün 10x10 sm ölçüdə bitki qarışıqlı torpaq kəsimləri götürülərək, Tulqren aparatında diametri 300 mm olan qıfın üzərindəki narın tor təbəqəyə yerləşdirildi. Torpağın üst qatlarında bu gənələrin daha intensiv yayıldığını nəzərə alıb, 2-3 sm qalınlığında nümunələr götürüldü. Aşkar edilmiş gənələrin növ tərkibi xüsusi təyinediciyə əsasən müəyyən edildi (Бакулов, 1982).

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

Muxtar Respublikanın Şərur, Şahbuz, Culfa və Ordubad rayonları ərazilərindəki fərdi və fermer təsərrüfatalrından götürülmüş 678 kal nümunəsinin nəticələri araşdırıldıqda, 122 nümunə 6-12 aylıq heyvanlara; 221 nümunə 1-2 yaşlı heyvanlara, 183 nümunə 3-4 yaşlı heyvanlara, 152 nümunə isə 5 yaşdan yuxarı heyvanlara aid edildi. Nümunələr aprel ayının 2-çi yarısından başlayaraq, noyabr ayının 1-ci yarısına qədər müntəzəm olaraq, ayda bir dəfə tədqiq olunan ərazilərdən götürüldü. Koproloji müayinələrin nəticələri Cədvəl 1-də göstərilmişdir.

Cədvəl 1-dən göründüyü kimi koproloji müayinələrə görə ən yüksək yoluxma Culfa və Şərur rayonlarında 6-12 aylıq heyvanlarda müşahidə edilmişdir (müvafiq olaraq 42% və 41%). Tədqiqat aparılan ərazilər dəniz səviyyəsindən 1500 - 1600 m hündürlükdə yerləşir. Eyni yaşlı heyvanlarda nisbətən zəif yoluxma Şahbuz və Ordubad rayonları ərazilərində (hündürlük dəniz səviyyəsindən 1700-2000 m) müşahidə edilmişdir (müvafiq olaraq 33% və 27%). Digər yaş qruplarında da anoloji nəticələr müəyyən edilmişdir. Otlaqların yüksəklik qurşaqlarından asılı olaraq yerləşməsi helmintlərlə yoluxmaya nəzərəçarapacaq dərəcədə təsir göstərir. Belə ki, nisbətən aşağı ərazilərdə invaziyanın ekstensivliyi daha yüksəkdir.

Tədqiq edilən ərazilərdə helmintozun intesivliyini müəyyən etmək üçün 48 məçburi kəsilmiş və 8 ölmüş müxtəlif yaş qruplu heyvanların nazik bağırsaqları müayinə edildi. Alınmış nəticələr 2-ci cədvəldə verilmişdir.

Cədvəl 2-dən göründüyü kimi, invaziyanın intesivliyi də tədqiq edilən heyvanlarda kifayət gədər yüksəkdir. Nisbətən aşağı ərazilərdə (dəniz səviyyəsindən 1500-1600 m) yerləşən otlaqlardan istifadə edilən heyvanlarda helmintozun intesivliyi körpələrdə daha yüksək olmuşdur. Yaşlı heyvanlarda isə bu göstərici tədricən aşağı düşmüşdür. Belə ki, 6-7 aylıq heyvanlarda helmintlərin miqdarının 24,5 ədəd olmasına baxmayaraq, yaşın artması ilə onların sayının nəzərəçarpacaq dərəcədə azaldığı (6,3 ədəd) müşahidə edilir. Bunun əsas səbəbi körpə heyvanlara nisbətən yaşlı heyvanların orqanizminin helmintoz torədicilərinə qarşı daha davamlı olmasıdır. Dəniz səviyyəsindən 1800-2000 m hündürülükdə otarılan heyvanlarda invaziyanın intensivliyi də aşağı olmuşdur. Bu göstərici körpələrdə 8 ədəd, yaşlı heyvanlarda isə 4,75 ədəd helmint sayı qədər müəyyən edilmişdir. Oribatidlərin təbii amillərdən asılı olaraq, daha çox hansı ərazilərdə yayıldığını, günün hansı vaxtlarında daha fəal olduğunu araşdırmaq məqsədilə tədqiqatlar ilin müxtəlif fəsillərində aparıldı.

Tədqiq edilən sahələrdə oribatid gənələrinin yayılma intensivliyini öyrənməklə yanaşı, onların nüv tərkibini də müəyyənləşdirməyə çalışdıq.

Cədvəl 1. Koproloji müayinələr.

Rayonlar	Nümunələr cəmi	6-12 aylıq	yoluxma	%	1-2 yaşlı	yoluxma	%	3-4 yaşlı	yoluxma	%	5 yaşdan yuxarı	yoluxma	%
Şərur	242	44	18	41	65	21	32	63	19	30	70	12	17
Şahbuz	129	30	10	33	51	16	31	39	9	29	9	1	11
Culfa	172	26	11	42	59	23	39	51	18	35	36	10	27
Ordubad	135	22	6	27	46	12	26	30	6	20	37	5	13

Cədvəl 2. Helmintozun intesivliyini müəyyən olunması.

Rayonlar	Nümunələr cəmi	6-7 aylıq	Helmint sayı (ədəd)	intensivlik	1-2 yaşlı	Helmint sayı (ədəd)	intensivlik	3-4 yaşlı	Helmint sayı (ədəd)	intensivlik	5 yaşdan yuxarı	Helmint sayı (ədəd)	intensivlik
Şərur	16	4	98	24,5	6	63	10,5	3	34	11,3	3	19	6,3
Şahbuz	11	1	-	-	3	18	6	4	16	4	3	12	4
Culfa	14	2	92	46	5	79	15,8	3	42	14	4	20	5
Ordubad	15	2	16	8	5	36	7,2	4	23	5,75	4	22	5,5

Tədqiqatlar nəticəsində Naxçıvan MR-in dağətəyi ərazisindəki müxtəlif otlaqlarda aşağıdakı oribatid növlərinin yayıldığı müəyyən edilmişdir:

Platinothrus peltifer (Koch, 1839), *Hermaniella granulata* (Nick, 1855), *Liacarus coracinus* (Koch, 1840), *Zugoribatula frisiae* (Oudm, 1900), *Scheloribates leavigatus* (Koch,1844), *Liebstadia similis* (Nords, 1901), *Ceratappia dipilis* (Hammer, 1853).

Aparılan araşdırmalarda müəyyən edilmişdir ki, oribatidlər nisbətən nəmli mühitdə daha çox müşahidə edilirlər. Onların torpağın üst qatında, bitki çürüntüləri ilə zəngin olan hissəsində məskunlaşmasına baxmayaraq, quraqlıq havalarda nisbətən alt qatlara nüfuz edir və yağmurlu günlərdə isə, əksinə, otların üzərinə miqrasiya edirlər. Nəmişlik havalarda otların üzərində onların miqdarı artığı halda, quraqlar zamanı isə nəzərəçarpacaq dərəcədə azalır. Açıq sahələrdəki otlaqlarda oribatidlər səhər tezdən və axşam gün batandan sonra müşahidə edilirdi, qalan vaxtlarda isə nəzərə çarpmırdı. Dağətəyi otlaqlarda isə günün istənilən vaxtında muşahidə edilməsinə baxmayaraq, səhərlər onların sayı kifayət qədər artıq olurdu. Ümumiyyətlə, araşdırmalar nəticəsində tədqiq olunan ərazilərdə 1m^2 sahədə orta hesabla 565 oribatid gənəsinin yayıldığı müəyyən edildi. Oribatid gənələri +10+20°C temperaturda daha fəal olduqları halda, +35°C- dən sonra hərəkətsiz olurlar.

Aparlan tədqiqatları ümumiləşdirərək, dağətəyi otlaqlarda otarılan iribuynuzlu heyvanlarda monieziozun yaş dinamikasını və aralıq sahiblərinin növ tərkibini, yayılma intesivliyini təhlil edərək, müvafiq nəticələri qeyd etmək olar.

NƏTİCƏLƏR

1. Naxçıvan MR-in dağətəyi otlaqlarında otarılan iribuynuzlu heyvanlarda moniezioz kifayət qədər geniş yayılmışdır. Dəniz səviyyəsindən yüksəkliyə qalxdıqca invaziyvanın ekstensivliyi aşağı düşür.
2. Yaşlı heyvanlarda helmintoza qarşı davamlılıq olduğu halada, körpə heyvanlarda invaziyanın ekstensivliyi və intesivliyi daha yüksəkdir. Bu özünü 1600 -1700 m yüksəkliklərdə daha açıq biruzə verir.
3. Tədqiq olunan ərazilrədə monieziyaların aralıq sahibləri oribatid gənələrinin müxtəlif növlərinin: *Platinothrus peltifer*, *Hermaniella granulata, Liacarus coracinus*, *Zugoribatula frisiae*, *Scheloribates leavigatus*, *Liebstadia similis* yayıldığı müəyyən edilmişdir.

ƏDƏBİYYAT

Бакулов И.А. (1982) Методические указания по эпизоотологическому обследованию. М., Колос: 12-19.

Ивашкин В.М., Орипов А.О., Сонин М.Д. (1989) Определитель гельминтов мелкого рогатого скота. М., Наука: 32-44.

Котельников Г.А. (1984) Гельминтологические исследования животных и окружающей среды. М., Колос: 208 с.

Филиппов В.В. (1988) Эпизоотология гельминтозов сельскохозяйственных животных. М., Агропромиздат: 18-69.

Э.Н. Мамедов

Возрастная Динамика Мониезиоза Крупного Рогатого Скота в Предгорных Территориях Нахчыванской Автономной Республики

Статья посвящена одному из малоизученных вопросов возрастной динамики мониезиоза крупного рогатого скота в предгорных территориях Нахчыванской АР. Выявлено, что мониезиоз у крупного рогатого скота регистрировался почти круглый год, однако степень его распространения в разные времена года имеет значительные колебания в зависимости от возраста животных. Заражение телят мониезиями происходит на пастбище, где в предыдущие годы выпасали зараженных жвачных животных. Самый высокий подъем инвазии наблюдается у телят текущего года.

E.N. Mammadov

Age Dynamics of Moniezioses of Cattle in Foothill Territories of Nakhchivan Autonomous Republic

The article is devoted to one of insufficiently studied issue of age dynamics of moniezioses of cattle in foothill territories of Nakhchivan AR. It was revealed that moniezioses in cattle are registered almost the whole year; however the degree of its distribution at various times of the year has significant fluctuations depending on age of animals. Infection of calves by moniezias occurs on pastures, where infected ruminants were pastured last years. The highest rate of invasion is observed in calves of the current year.

Şirvanın Cənub-Şərq Ərazilərində Gövşəyən Ev Heyvanlarında Anoplosefalyat, Paramfistom və Onların Aralıq Sahiblərinin Yayılması

Q.C. İsmayılov*, N.M. Rzayev, E.V. Fərzəliyeva
*AMEA Zoologiya İnstitutu, *E-mail: nauka-205@mail.ru*

Məqalə son 3 ildə aparılmış tədqiqatlar əsasında yazılmışdır. Şirvan zonasının cənub-şərq ərazilərində gövşəyən kənd təsərrüfatı heyvanları arasında anoplosefalyatların dörd (*Moniezia expansa, Moniezia benedeni, Thizaniezia giardi, Avitellina centripunctata*) paramfistomların isə üç növü (*Calicophorum calicophorum, Gastrothylax crumenifer, Liorchis scotiae*) yayılmışdır. Burada monieziyaların on, paramfistomların isə iki növ aralıq sahibləri qeyd olunmuşdur. Monieziyaların aralıq sahibləri torpaq gənələri (oribatid gənələri), paramfistomlarınki isə şirin su ilbizləridir. Bu zonada oribatid gənələrinin təbii şəraitdə monieziya sürfələri ilə yoluxması 0,3-0,8%, ilbizlərin yoluxması isə 1,3% olmuşdur.

GİRİŞ

Şirvan zonasının cənub-şərq əraziləri (Hacıqabul, Şirvan, Biləsuvar, Salyan, Neftçala) düzənlik (aran) zonaya aiddir, ərazisindən nəhəng Kür çayı axır, vadidə olan bir çox otlaqlar bu çayın suyundan qidalanırlar. Buranın hidroloji şəraiti heyvandarlıq üçün əlverişlidir, yayı isti, qışı isə mülayim, zəif şaxtalı günləri olur. Burada əsl yarımsəhra və çöllük qurşaqlara məxsus şərait mövcuddur (Əsədov, 1975). Gövşəyən ev heyvanlarının helmint faunası, xüsusən də anoplosefalyat və paramfistomlar bu zonada çox zəif öyrənilmişdir (Асадов, 1960; Əsədov, 1975; Мамедов, 1967; Меликов, 1996). Aparılan tədqiqatlar göstərmişdir ki, Azərbaycanda kənd təsərrüfatı heyvanları anoplosefalyatlarla bütün il boyu yoluxurlar (İsmayılov, 2010), belə ki ilin hər fəslində kəsilmiş heyvanların bağırsağında imaginal və preimaginal sestodlar qeyd olunur. Bu isə o deməkdir ki, monieziyaların aralıq sahibləri, oribatid gənələri də örüşlərdə daimi vardır və onlar da ilin bütün aylarında (kəskin şaxta və isti günlər istisna olmaqla) aktiv olurlar. Monieziyaların epizootologiyasında oribatid gənələri əsas rol oynayırlar. Monieziyalar qoyun, qaramal və camışlar arasında ən çox dağ və dağətəyi bölgələrdə yayılmışlar (İsmayılov, 2003), belə ki bu zonada aralıq sahibləri (oribatid gənələri) də geniş yayılmışlar, onların növ tərkibi və say dinamikası da bu bölgədə çoxdur. Azərbaycanda monieziyalar gövşəyən ev heyvanları arasında ən çox yaz və payız aylarında müşahidə olunur. Bu aylarda oribatid gənələri də daha aktiv olmaqla torpağın üst qatına, oradan da göy ot üzərinə miqrasiya edirlər. Oribatid gənələrinin də intensivliyi iki yüksələn xətt üzrə (yazın axır ayları və payızın əvvəl ayları) olur, bu vaxt oribatid gənələrinin 70-80%-i ot üzərinə miqrasiya edirlər (İsmayılov, 2003; İsmayılov və b., 2006). Anoplosefalyatlar, xüsusən də *Moniezia* cinsinə aid olan növlər (*M.expansa, M.benedeni, M.autumnalia*) gövşəyən ev heyvanları arasında ən çox qoyunlar arasında yayılmışlar, belə ki, qoyunlar daimi örüşlərdə olur, onların aralıq sahibləri ilə təmasda olması bütün il boyu olur, digər tərəfdən isə qaramal və camışlardan fərqli olaraq qoyunlar yüksək dağ zonalarında olan yaya otlaqlarına aparılır: bu zaman qoyunlar həm köç yollarında, həm dağ otlaqlarında və həm də aran otlaqlarında yoluxurlar. Anoplosefalyatlardan fərqli olaraq paramfistomlar qoyunlar arasında az yayılmışlar və çox nadir hallarda qoyunlar bu parazitlə yoluxurlar. Qoyunlardan fərqli olaraq qaramal, xüsusilə camışlar paramfistomatozla daha intensiv yoluxurlar, belə ki, camışların və iri buynuzlu heyvanlarin bəzi təsərrüfatlarda paramfistomatozla yoluxması 50-60% təşkil edir (Rzayev, 2003; Рзаев и Садыхов, 2004). Paramfistomların aralıq sahibləri isə göstərildiyi kimi şirin su ilbizləridir. Onlar göllərdə, axmazlarda, bataqlıqlarda, durğun sularda və s. su mənbələrində yayılmış olurlar.

MATERİAL VƏ METODLAR

Göstərilən zonada gövşəyən kənd təsərrüfatı heyvanlarının anoplosefalyat və paramfistomatozla nə dərəcədə yoluxmasını müəyyən etmək üçün akademik K.İ.Skryabinin (Скрябин, 1928) tam helmintoloji yarma üsulu ilə (THY) 325 baş qoyun, 212 baş qaramal, 100 baş camış, koproloji müayinə üsulu ilə (doymuş məhlulda Vayda, Berman, ardıcıl yuma, çökdürmə üsulları ilə) 450 baş qoyun, 350 baş qaramal, 250 baş camış tədqiq edilmişdir.

Paramfistomatozun törədiciləri isə Nesmark (Nasmark, 1937) üsulu ilə təyin olunmuşdur. Monieziyaların aralıq sahiblərinin növ tərkibini və onların parazitin yumurta və sürfələri ilə yoluxma dərəcəsini öyrənmək üçün otlaqlardan 60 torpaq nümunəsi götürərək onlardan Tulqrena aparatı vasitəsi ilə oribatid gənələri seçilərək Bulanova-Zaxvatkina (Буланова-Захваткина, 1952) üsulu ilə təyin olunmuşdur. Şirvan zonasının cənub-şərq

ərazilərində 15 növ oribatid gənələri qeyd olunmuşdur ki, onların da on növü monieziyaların aralıq sahibi rolunu oynayırlar. Paramfistomların aralıq sahiblərini müəyyən etmək üçün 2558 ədəd şirin su ilbizləri tədqiq olunmuşdur (*R.auricularis, G.truncatula, Ph.acuta, Pl.planorbis, Gyraulus albus*), bunlardan da *Pl.planorbis* və *Gyraulus albus* paramfistomatozun törədicilərinin aralıq sahibi rolunu oynayırlar. İlbizlər kompressor üsulu ilə tədqiq olunmuşdur. Oribatid gənələrinin təbii şəraitdə monieziya sürfələri ilə yoluxması 0,3-0,8%, şirin su ilbizləri isə 1-3% olmuşdur.

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

Aparılan tədqiqatlar göstərmişdir ki, Şirvan zonasının cənub-şərq ərazilərində (Hacıqaqbul, Salyan, Şirvan, Biləsuvar və Neftçala rayonlarında) gövşəyən ev heyvanlarında (qoyun, qaramal və camışlarda) dörd növ anoplosefalyat (*Moniezia expansa, M.benedeni, Thysaniezia giardi* və *Avitellina centripunctata*), üç növ isə paramfistom (*Calicophorum calicophorum, Gastrothylax crumenbifer, Liorchis skotiae*) qeyd olunmuşdur. Monieziyaların aralıq sahibləri olan oribatid gənələrindən 10 növ, paramfistomların aralıq sahibləri olan şirin su ilbizlərinin isə iki növü zonada yayılmışdır. Tam helmintoloji yarma üsulu ilə tədqiq olunmuş qoyunların anoplosefalyatlarla yoluxması 10,7%, qaramalınkı 7,3%, camışlarda isə cəmi 6% olmuşdur. Kaprolojii tədqiqatda isə qoyunların monieziyalarla yoluxması 8-12%, qaramalınkı 2-12%, camışlarınkı isə 2-6% olmuşdur, *Thyzanezia* ilə yoluxma qoyunlarda 2-6%, qaramalda 2-5%, camışlarda 2-4%, *Avitellina* ilə yoluxma qoyunlarda 2-8%, qaramalda 2-4% camışlarda isə cəmi 2% olmuşdur (Cədvəl 1). Yoluxma intensivliyi ən çox qoyunlar arasında olmuşdur (Yİ-2-8%).

Monieziyaların epizootologiyasında başlıca rolu oribatid gənələri oynayırlar, oribatid gənələri də ilin əksər aylarında otlaqlarda aktiv həyat tərzi keçirirlər, yəni onlar torpağın üst qatına, oradan isə ot üzərinə miqrasiya edirlər. Şirvan zonasının bu rayonlarında yay ayı isti keçdiyindən (+45 - +48^{0}S) torpağın üst qatı həddindən artıq qızır, bu zaman oribatid gənələri torpağın dərin qatlarına (10-12-15 sm) miqrasiya edirlər. Bu zaman (iyul-avqust aylarında) örüşlər müvəqqəti də olsa monieziya invaziyasından azad olurlar, əlverişli şəraitdə oribatid gənələri yenidən torpağın üst qatına miqrasiya edirlər. Qeyd etmək lazımdır ki, oribatid gənələri torpağın dərin qatlarına miqrasiya edərkən onların çoxu məhv olurlar, belə ki, onlar saprofit qidalanırlar, torpağın dərin qatlarında çürüntülər və rütubət az olduğundan onların çoxu qida və su çatışmazlığından ölürlər.

Monieziyaların aralıq sahibləri (oribatid gənələri) göstərildiyi kimi (İsmayılov 2001, 2003, 2009, 2010) respublikanın bütün otlaqlarında yayılmışdır, xüsusən onların növ tərkibi və sıxlığı, intensivliyi dağ və dağətəyi bölgələrdə daha çoxdur. Oribatid gənələri respublikanın bütün bölgələrində olduğu kimi Kür-Araz çayı vadilərində də yayılmışdır, belə ki, bu vadilərdə olan otlaqlar daimi Kür və Araz çaylarının sularından qidalanırlar, hətta bəzi otlaqlar bu çaylardan çəkilmiş kanallar vasitəsilə yaya aylarında suvarılır. Suvarılan otlaqlarda əkilmiş çoxillik bitkilər arpa, vələmir, yonca və s. yay aylarında kənd təsərrüfatı heyvanlarının göy otla təmin olunmasında əsas rol oynayırlar. Bu bölgədə kənd təsərrüfatı heyvanları, xüsusən qaramal, camış, adətən oturaq şəraitdə saxlanılır.

Cədvəl 1. Şirvan zonasının cənub-şərq rayonlarında gövşəyən ev heyvanlarında anoplosefalyatların yayılma dərəcəsi (Koproloji tədqiqatlara görə)

Tədqiqat rayonları	Heyvanın növləri	Tədqiq edilmişdir	*M.expansa*	*M.benedeni*	*Tiz. giardi*	*Avit. centrita*
Hacıqabul	Qoyun	100	8(8%)	10(10%)	5(5%)	3(3%)
	Qaramal	50	4(8%)	4(8%)	-	-
	Camış	50	3(6%)	2(2%)	-	-
Biləsuvar	Qoyun	100	12(12%)	10(10%)	4(4%)	5(5%)
	Qaramal	50	3(6%)	2(4%)	1(2%)	-
	Camış	50	2(4%)	3(6%)	-	1(2%)
Salyan	Qoyun	100	10(10%)	7(7%)	3(3%)	-
	Qaramal	100	8(8%)	6(6%)	4(4%)	2(2%)
	Camış	50	3(6%)	4(8%)	2(4%)	1(2%)
Neftçala	Qoyun	100	8(8%)	6(6%)	4(4%)	3(3%)
	Qaramal	50	6(12%)	4(8%)	1(2%)	1(2%)
	Camış	50	1(2%)	-	1(2%)	1(2%)
Şirvan	Qoyun	50	8(16%)	2(4%)	3(6%)	4(8%)
	Qaramal	50	1(2%)	2(4%)	-	-
	Camış	50	-	2(4%)	1(2%)	2(4%)

Cədvəl 2. Cənub-şərqi Şirvan rayonlarında oribatid gənələrinin yayılma dərəcəsi

Rayonlar / Növlərin adı	Hacıqabul	Biləsuvar	Salyan	Neftçala	Şirvan
Zygoribatula terricola	+	+	+	+	+
Z.frisial	+	+	+	+	+
Z.cognata	-	+	+	+	-
Z.microporus	-	+	+	-	-
Z.ruqosa	+	-	-	+	+
Scheloribates laevigatus	+	+	+	+	+
Sch.latipes	+	+	+	+	-
Sch.longiporosus	+	+	+	+	+
Punctoribates punctum	-	+	+	+	-
Oribatula peleptoides	+	+	-	+	-
Oribatula salyanica	-	-	+	+	-
O.expansa	+	+	+	+	-
Galumna migra	-	+	+	+	-
Cesatoztes mediocris	+	+	+	+	+
Carabodes marginatus	-	+	+	+	-
Cəmi	**8**	**13**	**13**	**14**	**6**

Cədvəl 3. Şirvan zonasının cənub-şərq rayonlarında gövşəyən ev heyvanlarında paramfistomatozun yayılma dərəcəsi (Koproloji tədqiqatlara görə)

Heyvanların növü / **Tədqiq. rayonu**	Qoyunlar			İribuynuzlu heyvanlar			Camış		
	Tədq. edil-mişdir	Yol. sayı	Yol. (%)	Tədq. edil-mişdir	Yol. sayı	Yol. (%)	Tədq. edil-mişdir	Yol. sayı	Yol. (%)
Hacıqabul	30	-	-	30	2	6,6	10	1	10
Biləsuvar	50	-	-	40	5	12,5	15	3	20
Salyan	40	-	-	30	3	10,0	15	2	13,3
Neftçala	50	-	-	40	3	7,5	15	3	20
Şirvan	30	-	-	30	-	-	15	1	6,6
Cəmi	200	-	-	170	13	7,65	65	10	15,3

Respublikanın şimal-şərq, şimal-qərb zonalarından fərqli olaraq bu bölgədə örüş sahələri məhduddur. Elə məhz buna görə də burada heyvandarlıq, xüsusən də qoyunçuluq zəif inkişaf etmişdir. Bu bölgədən tədqiq olunmuş torpaq nümunələrində 15 növ oribatid gənələri qeyd olunmuşdur ki, onlardan da 10 növü monieziyaların aralıq sahibləri rolunu oynayırlar (Cədvəl 2). Bunlarda aşağıdakılardır: *Zygoribatula terricola, Zyg.frisia, Zyg.cognata, Zyg.ruqosa, Scherobibates latipes, Sch.laevigatus, Punct.punctum, Op.expansa, Gal. nigra, Carabodes mardinatus*. Bu növlərdən də bu bölgədə *Zygoribatula terricola, Zyg.frisia, Zyg.cognata, Scherobibates latipes, Sch.laevigatus, Sch.longiporosus, Op.expansa, Gal.nigra* növləri geniş yayılmışdır və onların təbii şəraitdə monieziya sürfələri ilə yoluxması 3-8% olmuşdur. Bu zonada qış mülayim keçdiyi üçün oribatid gənələri ilin çox aylarında aktiv olurlar, yayın 1-2 ayını çıxmaq şərtilə oribatid gənələrinin inkişafı üçün burada ideal yaxşı şərait vardır.

Şirvan zonasının cənub-şərq ərazilərində gövşəyən ev heyvanlarında paramfistomatozun yayılmasını aşkar etmək üçün qeyri tam yarma üsulu və qoyun, qaramal və camışların mədə, qursaq, bağırsaq və işgənbələrini tədqiq etmişik. Aparılan tədqiqatlar göstərmişdir ki, bu zonada qoyunlar arasında paramfistom qeyd olunmamışdır. İri buynuzlu heyvanların paramfistomla yoluxması 19%, camışlarınkı isə 37,5 % olmuşdur.

Yüksək yoluxma ekstensivliyi Biləsuvar rayonunda iribuynuzlu heyvanlarda 26,6%, camışlarda 33,3% Neftçala rayonunda iribuynuzlu heyvanlarda 16,7%, camışlarda isə 40% olmuşdur (Cədvəl 3).

Paramfistomların aralıq sahiblərini müəyyən etmək üçün 2558 ədəd şirin su ilbizləri tədqiq olunmuşdur (*Planorbis planorbis, Galba truncatula, Phisia acuta, R.auricularia, Gyranlus albus*). İlbizlər ilin müxtəlif fəsillərində müxtəlif biotoplardan yığılmışdır. Tədqiqatın nəticələri göstərir ki,

Azərbaycan paramfistomatodoz törədicilərinin aralıq sahibləri *Pl.planorbis* və *Gyranlus albus* ilbizləridir. Müəyyən olunmuşdur ki, aşağı temperaturda ilbizlərdə serkarilərin xarici mühitə çıxması baş vermir, adoleskarilər isə sentyabrın axırı, oktyabrın əvvəllərində məhv olurlar. Göstərildiyi kimi, Şirvan zonasının cənub-şərq ərazilərində kənd təsərrüfatı heyvanlarında dörd növ anoplosefalyat qeyd olunmuşdur, bunlardan *M.expansa* və *M.benedeni* növləri geniş yayılmışdır. Xüsusən qoyunlar arasında, monieziyaların aralıq sahibləri - 10 növ oribatid gənələri qeyd olunmuşdur, bunlardan *Scheloribates* və *Ziqoribatula* cinsindən olan növlər daha geniş yayılmışdır. Paramfistomatoz törədicilərinin üç növü camış və qaramalda qeyd olunmuşdur, qoyunlarda paramfistomatoz qeyd olunmamışdır (*Calicophorum calicophorum, Gastrothylyx crumenifer, Liorchis scotiae*) onların aralıq sahibləri şirin su ilbizləridir (*Planirbis planorbis, Gyranlus albus*). Anoplosefalyat, paramfisto-matozun törədiciləri və onların aralıq sahibləri cənub-şərqi Şirvanda ilk dəfə öyrənilmişdir.

ƏMƏLİ TƏKLİFLƏR

1.Bütün heyvandarlıq (fermer və s.) təsərrüfatlarında növbəli otlaqlar yaradılmalıdır, gövşəyən heyvanlar (sürülər) növbə ilə həmin otlaqlarda ən azı 7-10 gün otarılmalıdır, parazitlə sahib arasında təmas kəsilməlidir. Bir çox parazitlərin yumurta və sürfələri axırıncı və aralıq sahibləri tapmadıqda məhv olurlar.

2.Hər bir heyvandarlıq təsərrüfatlarında süni otlaqlar yaradılmalıdır, quzu, buzov və balaqlar örüşə çıxarılmazdan ilk əvvəl, 20-30 gün müddəti ərzində həmin süni otlaqlarda otarılmalıdır. Süni otlaqlarda çox illik bitkilər, vələmir, yonca, arpa və s. əkilir. Cavan heyvanların süni otlaqlarda otarılması, onlarda bir çox helmintozlarla yoluxmağa qarşı immunitet yaradır.

3.Kənd təsərrüfatı heyvanları, xüsusən qoyunlar monieziyalara qarşı mütəmadi olaraq dehelmintizasiya edilməlidir. Bunun üçün qoyunlar kütləvi olaraq kaproloji müayinədən keçirilməlidir. Monieziyalarla yoluxmuş qoyunlar sürülərdən ayrılaraq örüşlərə buraxılmamalıdır. Dehelmintizasiya olunmuş heyvanların möhtəviyyatı yandırılmalı və yaxında dərin yerdə basdırılmalıdır.

4.Yol kənarlarında, həyətlərdə və s. yerlərdə heyvan kəsilərək onun ətinin satış edilməsi, baytar həkimin nəzarəti və icazəsi olmadan qəti qadağan olunmalıdır.

5.Paramfistomatoz törədicilərinin partogenetik mərhələsi ilbizlərdə sərbəst qışladığına görə, qış fəsli də daxil olmaqla, ilbizlərlə mübarizə işi bütün fəsillərdə aparılmalıdır. Göllər, bataqlıqlar və s. su hövzələrinə, kanallar, bir çox axmazlar və s. yerlərdə qaz, ördək və başqa su quşlarının saxlanılması məqsədə uyğun hesab edilməlidir.

6.Qoyun,qaramal və camışların peyinləri örüşlərə verilmədən əvvəl (gübrə kimi) onlar helmintozlara görə termik üsulla zərərsizləşdirilməlidirlər. Əks təqdirdə peyin vasitəsilə bir çox helmintozlar, xüsusən də trixostrongilidlər örüşlərə yayılaraq invaziya mənbələrinə çevrilmiş olurlar.

ƏDƏBİYYAT

Əsədov S.M. (1975) Azərbaycanda kənd təsərrüfatı heyvanlarının helmint və helmintozlarının zonalar üzrə yayılması və helmintozlarla mübarizənin gücləndirilməsi üçün təkliflər. Elm, Bakı: 86 s.

İsmayılov Q.C. (2001) Azərbaycanın Abşeron və cənub-şərq rayonlarinda k/t heyvanlarinda anoplosefalyat və onlarin araliq sahiblərinin yayılması. Akad.M.Ə.Musayevin anadan olmasının 80 illiyinə həsr edilmiş elmi konfransın materialları: 157-160.

İsmayılov Q.C. (2003) İri və xırda buynuzlu heyvanlarda anoplosefalyatların yayılma xüsusiyyətləri. Azərb. Zooloqlar cəm. I qurultayının materialları: 90-96.

İsmayılov Q.C. (2009) Azərbaycanda gövşəyən ev heyvanlarında anoplosefalyatların (fauna, sistematika və biologiyası) və onların aralıq sahiblərinin (oribatid gənələrinin) yayılmasının ekoloji-coğrafi təhlili, AMEA-nın xəbərləri (biologiya elmləri seriyası) **1-2:** 78- 84.

İsmayılov Q.C. (2010) Gövşəyən ev heyvanlarında anoplosefalyatların yayılmasının ekoloji-coğrafi təhlili. Azərbaycan zooloqlar cəmiyyətinin əsərləri **II:** 137-142.

İsmayılov Q.C., Sadıxov İ.A., Rzayev N.M. (2006) Abşeron və şimal-şərq Xəzəryanı ərazilərdə gövşəyən ev heyvanlarinda anoplosefalyatlar və onların aralıq sahibləri. Zoologiya İnstitunun əsərləri **XXVII:** 372-377.

Nasmark K.E. (1937) A revision of the trematode family Paramphistomidae. Uppsala: 660 p.

Rzayev N.M. (2003) Abşeron-Qobustan zonasında gövşəyən heyvanlarda paramfistomatozun yayılmasına dair. Azərbaycan zooloqlar cəmiyyəti I qurultayının materialları: 124-126.

Асадов С.М. (1960) Гельминтофауна жвачных животных СССР и ее эколого-географический анализ. Издательство Академии Наук Азербайджана, Баку: 510 с.

Буланова-Захваткина Е.М. (1952) Сбор и исследование панцирных клещей. Под ред. Е.М. Буланова-Захваткиной. М., Л., Изд-во АН

СССР: 29 с.
Мамедов А.К. (1967) Гельминты и гельминтозы круп. рог. скота по возрастным группам и сезонам года в низменных районах Азербайджанской ССР. Труды АзНИВИ **XXI:** 107-112.
Меликов Ю.Ф. (1996) Гельминтозы овец Апшерон-Кобыстанской полупустынной зоны и Большого Кавказа Азербайджана, Издательство Бакинского Университета: с. 146.
Рзаев Н.М., Садыхов И.А. (2004) К распространению парамфистомат на Апшероне и в Ленкоранской Природной области. Матер. межд. конф. посвящ. 125-летию К.И.Скрябина и 60-летию основ. Лаб. гельминтол. АН СССР-Ин-та Паразитол. РАН, Москва: 257-258.
Скрябин К.И. (1928) Метод полных гельминтологических вскрытий, включая человека. М., Изд-во МГУ: 45 с.

Г.Д. Исмаилов, Н.М. Рзаев, Э.В. Фарзалиева

Распространение Аноплоцефалят, Парамфистомат у Домашних Жвачных Животных и Их Промежуточных Хозяев на Территории Юго-Восточного Ширвана

В Юго-восточном Ширване у домашних жвачных животных зарегистрировано 4 вида аноплоцефалят (*Moniezia expansa, Moniezia benedeni, Thizaniezia giardi, Avitellina centripunctata*), 3 вида возбудителей парамфистоматоза (*Calicophorum calicophorum, Gastrothylax crumenifer, Liorchis scotiae*). В данной зоне промежуточными хозяевами мониезий зарегистрировано 10 видов орибатидных клещей, а промежуточными хозяевами возбудителей парамфистоматоза 2 вида пресноводных моллюсков. В данной зоне естественная зараженность орибатидных клещей личинками мониезий составляет 0,3-0,8%, средняя зараженность моллюсков личиночными стадиями парамфистом составляет 1,3%.

G.J. Ismayilov, H.M. Rzayev, E.V. Farzaliyeva

Distribution of Anoplocephala, Paramphistomosis in Domestic Ruminants and Their Intermediate Owners in Southeast Shirvan

There are registered 4 kinds of anoplocephala (*Moniezia expansa, Moniezia benedeni, Thizaniezia giardi, Avitellina centripunctata*) and 3 kinds of activators of paramphistomosis (*Calicophorum calicophorum, Gastrothylax crumenifer, Liorchis scotiae*) in domestic ruminants in Southeast Shirvan. In the given zone as the intermediate owners moniezia registered 10 kinds of oribatid pincers, and intermediate owners of activators paramphistomosis 2 kinds of fresh-water mollusks. In the given zone ordinary contamination of oribatid ticks by larvae moniezia is 0.3-0.8%, average contamination of mollusks by larvae stages of paramphistomum is 1.3 %.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 156-160 (2011)

Ərəbdovşanı (*Allactaga elater caucasicus* Nehring 1900) Yarımnövünün Sitogenetik Xüsusiyyətləri (*Rodentia*)

Q.N. Quliyev*, N.Ə. Həsənov
*AMEA Zoologiya İnstitutu, AZ1073, Bakı ş., QSP məhəllə 504, keçid 1128, *E-mail: qiyas_q@mail.ru*

Azərbaycanda yayılmış *Allactaga elater* Nehrinq (ərəbdovşanı) yarımnövünün diploid xromosom sayı 2n = 48, çiyinlərinin ümumi sayı isə NF=96-dır. Zolaqların (G-rəngləmə) yerləşmə qaydasına görə xromosom cütlərinin hamısı identifikasiya olunur. 4 cütdən başqa qalan xromosomların hamısında heteroxromatin blokları aşkar olunur. Nüvəcikəmələgətirən rayonlar əsasən 4 cüt kiçik xromosom cütlərində aşkar olunur. Bu yarımnövün kariotipi *A.e.dzunqaria* yarımnövündən meta və submetasentrik xromosomların sayına görə fərqlənir.

GİRİŞ

Ərəbdovşanlarının kariologiyası XX əsrin ortalarından öyrənilməyə başlanmışdır (Mattey, 1945; Walknovska, 1960; Meylan, 1968). Az sonra *Dipodidae* fəsiləsinə daxil olan 15 növün xromosomu haqqında məlumatlar daxil olmuşdur (Воронцов, 1969; Воронцов и др., 1969 a, b, 1971).

Ədəbiyyat məlumatlarına əsasən Azərbaycan ərazisində yayılan ərəbdovşanları *Allactaga* cinsinə aiddir: *Allactaga elater* və *A.euphratica*. Bu cinsə daxil olan dörd növün kariotipləri yalnız Mərkəzi Asiya (Qazaxıstan, Özbəkistan, Tükmənistan) ərazilrindən öyrənilmişdir.

Bizə məlum olan ədəbiyyatda bu növlərin differensial rəngləmə metodları haqqında məlumatlar yoxdur. Yalnız Misir ərazisindən bəzi növlərin spermilərinin forması (Shahin and Ibraheem, 1998) və meyoz haqqında (Shahin and Ata, 2001) son tədqiqatlara rast gəlinir.

Azərbaycanda *A.elater* növü əsas etibarilı Kür-Araz ovalığında, Abşeron yarımadasında, bəzən də dağətəyi rayonlarda və Naxçıvan ərazisində yayılmışdır.

Azərbaycanda iki yarımnöv qeyd olunmuşdur. *A.e.caucasicus* Nehring 1900. Bu yarımnöv Naxçıvan ərazisindən başqa Azərbaycanın qalan ərazisində yayılmışdır. Naxçıvan ərazisində isə *A.e.aralychensis* 1902 yarımnövü yayılmışdır. Lakin bu yarımnövlərin kariotipləri tədqiq edilməmişdir.

Bu məqalədə *A.e.caucasicus* yarımnövünün kariotipi adi, G-, C-, Ag- rəngləmə metodlarını tətbiq etməklə öyrənilmişdir.

MATERİAL VƏ METODLAR

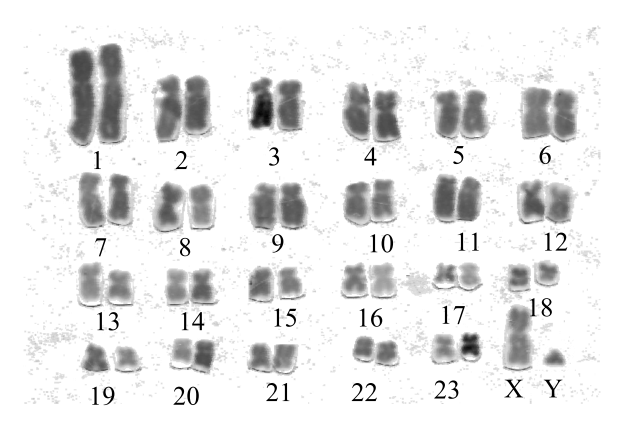
Məqalədə *A.elater* Lixtenstein 1825 növünün kariotipini tədqiq etmək üçün onun 5 (2♀♀, 3 ♂♂) fərdindən istifadə edilmişdir. Bunun üçün *A.e.caucasicus* Nehring 1900 yarımnövünə aid material 2000-2005-ci illərdə Azərbaycanın şimal-şərqindən 3 fərd (1♀♀, 2 ♂♂), Kürdəmir rayonu ərazisindən 2 fərd (1♀♀,1♂♂) toplanmışdır.

Xromosom preparatlarının hazırlanması C.E.Ford və J.L.Hamerton (1956), G-rəngləmə S.I.Rəcəbli və E.P.Kryukova (Раджабли и Крюкова, 1973), C-rəngləmə A.T.Samner (Sumner, 1972), Ag rəngləmə W.M.Hauvel və D.A. Blekin (Howell and Black, 1980) metodlarına əsasən aparılmışdır.

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

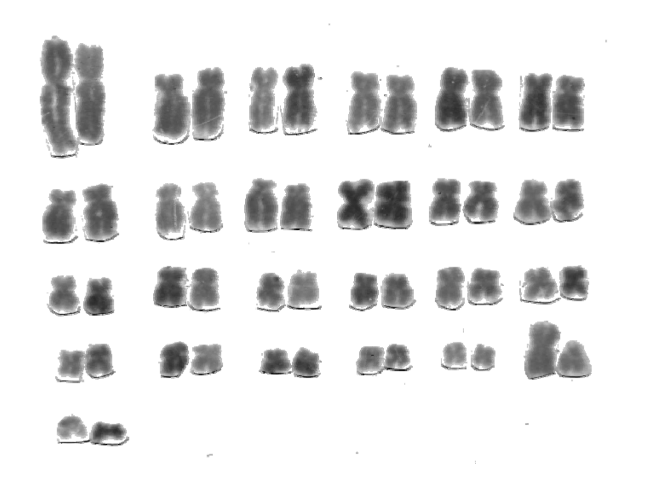
***Allactaga elater caucasicus* Nehring, 1900.** Bu yarımnövün kariotipinin diploid xromosom yığımında xromosom sayı 2n=48, xromosom çiyinlərinin ümumi sayı NF=96-dır. Kariotipdə birinci cüt formasına görə submetasentrik olub digər xromosomlardan ölçüsünə görə çox iridir. Birinci cüt xromosomun iri çiyinin ölçüsü ikinci cüt xromosomun ölçüsünə bərabərdir. 6-cı, 12-ci, 13-cü, 14-cü, 16-cı, 17-ci, 18-ci, 19-cu, 20-ci, 22-ci, 23-cü, 24-cü (cəmisi 12,13 cüt) xromosom metasentrik quruluşa malikdir. Qalan xromosomlar isə submetasentrik quruluşa malikdir.

X-xromosom formasına görə submetasentrik olub, ölçüsünə görə ikinci cüt xromosoma uyğundur. Y-xromosom ən kiçik xromosomlardan biri olub, akrosentrik formaya malikdir (Şək. 1).



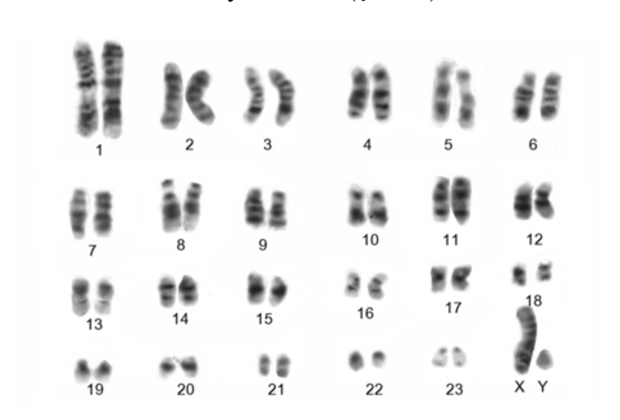
Şək. 1. *Allactaga elater*-in kariotipi (adi rəngləmə).

Bəzi metafaza lövhələrində əlavə xromosom kimi iki ədəd xromosom müəyyən olunur. Bu zaman kariotipdə xromosom sayı 2n=50 olur. Bu fərdlərin kariotipi Şək. 2-də göstərilir.



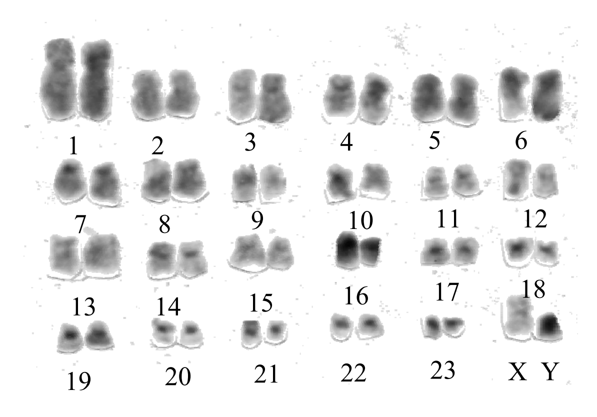
Şək. 2. *Allactaga elater*-in kariotipi (adi rəngləmə).

G-rəngləmə. *A.elater* növünün 24 cüt xromosomunun hamısı zolaqların yerləşməsi qaydasına görə bir-birindən fərqlənir və cütlərin hamısı identifikasiya olunur (Şək. 3).



Şək. 3. *Allactaga elater*-in kariotipi. G – rəngləmə.

C-rəngləmə. Birinci və ikinci cüt xromosomlarda heteroxromatin zolaqlar aşkar olunmur. 3-cü və 4-cü cüt xromosomlarda sentromer hissədə zəif rənglənmiş heteroxromatin zolaqları aşkar olunur. 5-6-cı cüt xromosomlarda heteroxromatin müəyyən olunmur. 7-ci cüt xromosomda sentromer hissə və kiçik çiyinin sentromerə yaxın hissəsi birlikdə iri heteroxromatin bloku əmələ gətirir. 8-ci cüt xromosomda heteroxromatin aşkar olunmur. 9-cu cüt xromosomda sentromerətrafı hissədə sentromerlə birlikdə zəif heteroxromatin bloku müəyyən olunur. 10-cu cüt xromosomlar bəzən heteromorf kimi görünür. 11, 12, 14, 15-ci cüt xromosomlarda isə zəif heteroxromatin bloku olsa da, 14-cü cüt xromosomda, 11, 12 və 15-ci cüt xromosomlara nisbətən heteroxromatin bloku intensiv rənglənir. 16-cı cüt xromosomlarda sentromer və kiçik çiyin tam heteroxroma-tinləşmişdir.



Şək. 4. *Allactaga elater*-in kariotipi (C- rəngləmə).

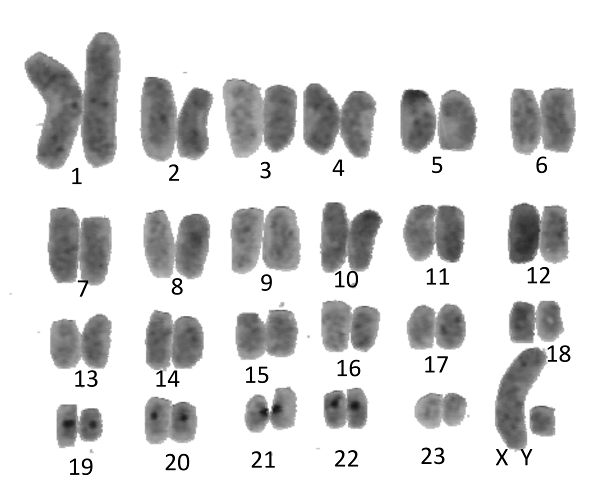
17-23-cü cüt xromosomlar isə sentromer hissələri aydın seçilən intensiv rənglənmiş heteroxromatin bloklarla səciyyələnir. X-xromosomun sentromer hissəsi intensiv rənglənməyən heteroxromatinə malikdir.

Y-xromosom bütünlüklə heteroxromatin kimi rənglənir (Şək. 4).

Ag-rəngləmə. Allactaga elater-in 1-18-ci cüt xromosomlarda nüvəcikəmələgətirən rayonlar aşkar edilmir. 19-22-ci cüt xromosomlarda nüvəcik-əmələgətirən rayonlar aşkar edilir.

Ag-rayonlar 19-22-ci cüt xromosomların hamısında xromosomların telomer hisssində deyil, onların aydın şəkildə sentromer hissəsində aşkar edilir. 23-cü cüt xromosomlarda nüvəcik-əmələgətirən rayonlar aşkar edilmir.

X və Y xromosomlarda nüvəcikəmələgətirən rayonlar müəyyən olunmur (Şək. 5).



Şək. 5. *Allactaga elater*-in kariotipi (Ag-rəngləmə).

Bizim tərəfimizdən öyrənilən, şimal-şərq və Kürdəmir ərazisində yayılmış *A.e.caucasicus* yarımnövünün karioitipi ədəbiyyatda məlum olan *A.e.dzungaria* Thom yarımnövünün kariotipi ilə müqayisə edilmişdir. *A.e.dzungaria* yarımnövünün kariotipi şərqi Qazaxıstan Zaysan çayı ilə Praxladnı və Espe arasından tutulmuşdur. Bu iki yarımnövün kariotiplərinin müqayisə göstərir ki, onlar arasında fərqlər mövcuddur. *A.e.dzungaria* yarım növündə metasentrik xromosomların sayı (18 cüt) Azərbaycanda yayılmış *A.e.caucasicus*-a (12, 13 cüt) nisbətən daha çoxdur. Submetasentrik xromosomların sayı isə uyğun olaraq 5 cüt və 9-10 cütdür.

Ədəbiyyat məlumatlarından və şəxsi tədqiqatlarımızdan istifadə edərək *Allactaga* cinsinə daxil olan növlərin kariotip xüsusiyyətləri Cədvəl 1-də göstərilir. Bu da Q.İ.Şenbrotun (Шенброт, 1984) kranoloji əlamətlərlə müəyyən etdiyi fərqlərlə uyğundur. Bu müəllifə görə üst azıönü Pm^4 *Allactaga* cinsinin bütün növlərinin hamsında rast gəlinir. Bu dişin tacında arxa təpəcik müəyyən olunur. Bu təpəciklər daraqda yerləşmiş labialla birləşmişdir. Nəticədə dişin çeynəmə səthi yarımay formasını almışdır. *A.jaculus, A.severtsovi, A.sibirica* və *A.elater* növlərində elə fərdlərə rast gəlinir ki, onlarda Pm^4 əlavə olaraq ön təpəciyə malik olur. Bu zaman dişlərin çeynəmə səthi G formasını alır. Adətən belə dişlərə malik fərdlər 10%-dən yuxarı olmur. Lakin *A.elaterin* Cənubi Qafqazdan olan populyasiyalarında belə tipli Pm^4 demək olar ki, fərdlərin 88%-də qeydə alınır. *A.elater* növünün digər populyasiyalarında Pm^4 resdukasiya quruluşu variantı 5 -20% olur. Bu zaman yalnız bir təpəcik qalır və diş sadə emal sütun formasını alır (Шенброт, 1984).

Bu da Q.İ.Şenbrotun (Шенброт, 1984) kranoloji əlamətlərlə müəyyən etdiyi fərqlərlə uyğundur. Bu müəllifə görə üst azıönü Pm^4 *Allactaga* cinsinin bütün növlərinin hamsında rast gəlinir. Bu dişin tacında arxa təpəcik müəyyən olunur. Bu təpəciklər daraqda yerləşmiş labialla birləşmişdir. Nəticədə dişin çeynəmə səthi yarımay formasını almışdır. *A.jaculus, A.severtsovi, A.sibirica* və *A.elater* növlərində elə fərdlərə rast gəlinir ki, onlarda Pm^4 əlavə olaraq ön təpəciyə malik olur. Bu zaman dişlərin çeynəmə səthi G formasını alır. Adətən belə dişlərə malik fərdlər 10%-dən yuxarı olmur. Lakin *A.elaterin* Cənubi Qafqazdan olan populyasiyalarında belə tipli Pm^4 demək olar ki, fərdlərin 88%-də qeydə alınır. *A.elater* növünün digər populyasiyalarında Pm^4 resdukasiya quruluşu variantı 5 -20% olur. Bu zaman yalnız bir təpəcik qalır və diş sadə emal sütun formasını alır (Шенброт, 1984).

Ədəbiyyatda *Allactaga tetradactyla, Jaculus jaculus, Jaculus orientalis* növlərinin heteroxromatin tədqiqat məlumatlarına rast gəlinir (Shahin and Ata, 2003).

Cədvəl 1. Ədəbiyyat məlumatlarından və şəxsi tədqiqatlarımızdan istifadə edərək *Allactaga* cinsinə daxil olan növlərin kariotip xüsusiyyətləri

Növlər	Yarımnövlər	Öyrənildiyi coğrafi yer	2n	NF	NF	M	Sm	A	X	U
A.jaculus Pallas	a) *A.j.chalovi* b) *A.j.vexilarius* Thom	Qazaxıstan Qazaxıstan	48	92	96	16	7	-	Sm	Sm
A.severtsovi Vinoqradovi	-	Qazaxıstan Özbəkistan	48	92	96	16	7	-	Sm	Sm
A.saltator Eversm.	-	Cənubi Altay Özbəkistan	48	92	96	16	7	-	Sm	M
A.bobrinsi	-	Özbəkistan	48	88	92	16	5	2	Sm	Sm
A.elater	*A.e.strandi* Heptn	Cənubi Türkmənistan Mərkəzi Qızıl qum	48	92	96	18	5	-	Sm	A
	A.e.subsp *A.e.vinoqradovi* Arq *A.e.dzunqaria* Thom	Cənubi Qazaxıstan Şərqi Qazaxıstan	48	92	96	18	5	-		
A.tetradactyla	-	Misir	48	Məlum deyil						
A.elater	*A.elater caucasicus* Nehring	Azərbaycanın şimal-şərq və Kürdəmir	48	92	96	12 13	9 10	-	Sm	A

Cədvəl 2. *A.elater* və *A.tetradactyla* növlərində C-blokların müqayisəsi

Xromosom cütlərinin nömrələri	Növlər		Xromosom cütlərinin nömrələri	Növlər	
	A.elater	*A.tetradactyla*		*A.elater*	*A.tetradactyla*
1.	—	—	14.	B	B
2.	—	B	15.	B	B
3.	K	K	16.	B	B
4.	K	—	17.	B	B
5.	—	—	18.	B	B
6.	B	—	19.	B	B
7.	B	B	20.	B	B
8.	—	—	21.	B	B
9.	B	K	22.	B	B
10.	HB	B	23.	B	B
11.	B	K	X.	B	—
12.	K	K	Y.	TH	B
13.	—	B			

"—"- heteroxromatin aşkar edilməyib, B - böyük heteroxromatin bloku, K - kiçik heteroxromatin bloku, HB - heteromorf böyük blok, TH - tam heteroxromatin bloku.

Y-xromosom hər iki növdə tam heteroxromatindir. *A.elater* və *A.tetradactyla* növlərinin müxtəlif xromosom cütlərinin heteroxromatin blokları 2-ci cədvəldə müqayisə edilir.

Ədəbiyyat məlumatlarının analizi göstərir ki, *Dipodidae* fəsiləsinə daxil olan növlərin əksəriyyəti kariotiplərinin diploid xromosom sayı 2n=48-dir. Bəzi növlərin diploid xromosom sayı bu rəqəmə uyğun deyil. Bunlara diploid xromosom sayı 2n=46 olan *Salpingotus crassicauda* Vinogr. və diploid xromosom sayı 2n=58 olan növləri misal göstərmək olar. Qeyd etmək lazımdır ki, öyrənilən növlərin kariotipində xromosomların əksəriyyəti formasına görə meta və submetasentrikdir. Növlərin hamısının kariotipində birinci cüt xromosom formasına görə submetasentrik olub digərlərindən ölçüsünün iri olması ilə fərqlənir. X-xromosom submetasentrik ya da metasentrik formaya malik olur.

X-xromosom submetasentrik ya da metasentrik formaya malik olur. *A.euphratica* (*A.e.williamsi* yarımnövü) növünün diploid xromosom sayı 2n=48, NF=92-dir. Bu növün də kariotipi jaculus, severtsovi, saltator qrupundan fərqlənmir. Sitogenetik məlumatlar əsasında *Allactaga* cinsini iki qrupa bölmək olar birinci qrupa *jaculus, severtsovi, euphratica, saltator, elater* digər qrupa isə *bobronski* daxil edilir.

Xromosom sayının eyni olması və xromosom morfologiyasının az fərqlənməsi bu nəticəyə gəlməyə imkan verir ki, *Allactaga* cinsində xromosom təkamülü perisentrik inversiyalarla və digər xromosom dəyişkənlikləri ilə baş vermişdir. Məməlilərin başqa qruplarının xromosom təkamülü üçün xarakter olan Robertson translokasiyaları bu qrupda rast gəlinmir.

Qeyd etmək lazımdır ki, *Allactaga* cinsində növlərin simpatrik yayılması geniş yer tutur. Hətta bir biotopda *Allactaga* cinsinə daxil olan bir neçə növ rast gəlinir. Buna misal olaraq, ərazidən yəni Zaysan vadisində tutulan *A.jaculus, A.saltator, A.elater* növlərini göstərmək olar.

Azərbaycan ərazisində *Allactaga* cinsinə daxil olan iki növ rast gəlinir. Bu növlər də bir biotopda simpatrik yaşayırlar.

ƏDƏBİYYAT

Воронцов Н.Н. (1969) Хромосомное число и систематические взаимоотношения членов надсемейства *Dipodoidae*. Млекопитающие (Эволюция, кариология, систематика, фаунистика). Материалы ко II Всес. Совещ. по млекопитающим. Новосибирск: 92-93.

Воронцов Н.Н., Малыгина Н.А., Раджабли С.И. (1969 a) Хромосомные наборы тушканчиков подсемейств *Dipodoidae* и *Cardiocraninae* (*Dipodoidae, Rodentia*) Млекопитающие (эволюция, кариология, систематика, фаунистика): 88-91.

Воронцов Н.Н., Малыгина Н.А., Раджабли С.И. (1971) Хромосомы тушканчиков (*Rodentia, Dipodoidae*). Зоологический журнал **2(12):** 1853-1860.

Воронцов Н.Н., Орлов О.Ю., Малыгина Н.А. (1969b) Биология и систематика рода *Pygererhmus* и сравнительная кариология родов *Pygererhmus-Alacragulus*. Млекопитающие (эволюция, кариология, систематика, фаунистика): 74-84.

Громов И.М., Ербаева М.А. (1995) Млекопитающие фауны России и сопредельных терри-

торий. Зайцеобразные и грызуны. С.-Петербург: 521 с.

Раджабли С.И., Крюкова Е.П. (1973) Сравнительный анализ дифференциальной окраски хромосом двух видов хомячков: даурского и китайского. Цитология **15:** 1527-1531.

Шенброт Г.И. (1984) Строение коренных зубов и филогения пятипалых тушканчиков подсемейства *Allactaginae* (*Rodentia, Dipodoidae*). Сборник трудов зоологического музея МГУ **XII:** 63-91.

Ford C.E., Hamerton J.L. (1956) A colchicine hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes. Stain Technol. **6:** 247-251.

Howell W.M., Black D.A. (1980) Controlled silver staining of nucleus organise regions with protective colloidal developer. J. Step. Method. Experientia **36:** 014-1015.

Mattey R. (1945) Levolution de la formule chromosomial chez les vertebres. Experientia **1:** 50-78.

Meylan A. (1968) Formules chromosomiques de quelques petits mammiferes маммиферес nord-americans. Rev Suisse Zool. **75(3):** 691-695.

Shahin A.A.B., **Ata A.M.** (2001) A comporative on size karyotype and meiosis of jerboas *Allactaga* and *Jaculus* (*Rodentia: Dipodidae*) in Egypt. Zoology in the Middle East **22:** 5-16.

Shahin A.A.B., Ata A.M. (2003) C-banding karyotype and relationship of the dipodids *Allactaga* and *Jaculus* (*Mammalia, Rodentia*) in Egypt. Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Санкт-Петербург: 231-235.

Shahin A.A.B., Ibraheem M.H. (1998) Sperm morphology of dipodid rodents (*Jerboas*) common in Egypt. Belgian J. Zool. **128:** 189-200.

Sumner A.T. (1972) A simple technique for demonstrating centromeria heterochromatin. Exp. Cell res. **75:** 304-306.

Walknovska J. (1960) Lechromosomes chez Sicista betulina Pall. Falia Biol. **8:** 65-70.

Г.Н. Гулиев, Н.А. Гасанов

Цитогенетические Особенности Подвида Тушканчиков (*Allactaga elater caucasicus* Nehring 1900) (*Rodentia*)

Диплоидное число хромосом у подвидов *Allactaga elater* Nehrig 2n=48, основное число плеч NF=96. Все хромосомы идентифицируются по размещению и числу G-полос. Гетерохроматин обнаруживается во всех парах за исключением четырех. Ядрышковый организатор выявляется в четырех мелких парах. Кариотип этого подвида отличается от кариотипа *Allactaga elater dzungaria* по числу мета- и субметацентриков.

G.N. Guliyev, N.A. Hasanov

Cytogenetic Features Subspecies (*Allactaga elater caucasicus* Nehring 1900) of Jerboas (Rodentia)

The diploid number of chromosomes of *Allactaga elater Nehring* subspecies is 2n = 48 and the fundamental number NF = 96. The homological chromosomes are identified by location and number of G-banding. The heterochromatin is revealed on all chromosome pairs except the 4-th pair. NOR is found on four small chromosome pairs. The karyotype of this subspecies differs from that one of *A.e.dzungarica* by number of meta- and sub-metacentrics.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 161-164 (2011)

Azərbaycanda Qulaqlı Kirpinin (*Hemiechinus Auritus* Gmelin, 1770) Helmint Faunası

S.A. Əlizadə, M.Ş. Yolçuyev*
AMEA Zoologiya İnstitutu, AZ1073, keçid 1128, məhəllə 504, Bakı, E-mail: Qarafataliyev@bk.ru

Tədqiqat zamanı Azərbaycanın müxtəlif rayonlarından 22 qulaqlı kirpi tam helmintoloji yarma üsulu ilə tədqiq edilmiş və onlarda 11 növ helmint aşkar edilmişdir. Helmint faunasının tərkibi 2 növ trematod, 2 növ sestod, 1 növ akantosefal və 6 növ nematoddan ibarət olmuşdur. Məqalədə aşkar edilmiş helmintlərin rayonlar üzrə yayılması ətraflı verilmişdir.

GİRİŞ

Qulaqlı kirpinin arealı Avropanın cənub - şərqini, Ön və Mərkəzi Asiyanı, cənubda Şimali Afrika və Hindistana qədər geniş bir ərazini tutur. Azərbaycanda isə bu növ Araz vadisində, Alazan çayının mənsəbindən Xəzər dənizinə qədər uzunan düzənliklərdə yayılmışdır. Qulaqlı kirpi az saylı növ olub, sığınacaq kimi öz qazdıqları çuxurlardan, tısbağa, tülkü və qum siçanlarının tərk etdiyi yuvalardan istifadə edir. Onlar axşam və gecələr daha fəal olurlar. Kirpilər noyabr ayının ortalarında qış yuxusuna gedib, aprel ayının əvvələrində oyanırlar. Qulaqlı kirpilər, ilbizlər, böcəklər, düzqanadlılar, xırda onurğalılar, az hallarda isə taxıl və şoran otu ilə qidalanırlar. Bunlar çox zərərli cücüləri məhv etməklə kənd təsərrüfatına xeyli fayda verirlər (Алекперов и Гошуналиев, 1976; Соколов и Темботов, 1989).

MATERİAL VƏ METODLAR

Azərbaycanın Qazax, Göygöl, Şamaxı, Xaçmaz, Şabran və Lənkəran rayonlarının ərazilərindən 22 qulaqlı kirpi əldə edilərək AMEA Zoologiya İnstitutunun helmintologiya laboratoriyasına gətirilmişdir. Həmin heyvanlar laboratoriyada tam helmintoloji yarma üsulu ilə tədqiq edilmişdir (Скрябин, 1928).

Aşkar edilmiş helmintlərdən trematod, sestod və akantosefallar 70%-li spirtdə, nematodlar isə 4%-li formalində fiksə edilmişdir. Sonra laboratoriyada aşkar edilmiş helmintlərin növ tərkibi müəyyənləşdirilmişdir.

Trematod və sestodların təyin edilməsində rəngləmə üsulundan istifadə edilmişdir. Boyayıcı rəng hazırlamaq üçün 1 litr distillə edilmiş suya 5 q kaliumlu zəy və 3 q qırmızı karmin əlavə edib 30 dəqiqə qaynadılmışdır. Hazırlanmış rəng soyuduldaqdan sonra sürülərək helmintlərin rənglənməsində istifadə olunmuşdur.

Trematod və sestodlar zəyli karmində rəngləndikdən sonra, ardıcıl spirt cərgəsindən (60, 70, 80, 90, 96, 100%) keçirilərək qərənfil yağında şəffaflaşdırılmış və kanada balzamından istifadə etməklə daimi preparatlar hazırlanmış, mikroskop altıənda növ tərkibi təyin edilmişdir.

Nematodları isə 4%-li formalondən çıxarıb distillə olunmuş suda yuduqdan sonra əşya şüşəsinə keçirib qliserin və süd turşusunun 50:50 nizbətində olan qarışığının damcısını qoyub, örtücü şüşə ilə örtərək mikriskop altında təyin edilmişdir.

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

Qulaqlı kirpilərin həyat tərzi və yuxarıda göstərilən amillər onların helmint faunasının formalaşmasında mühüm rol oynayır. Xarici ölkələrdə kirpilərin helmint faunası bir sıra tədqiqatçılar (Zarnovski, 1955; Шалдыбин, 1960; Chabuad, 1963; Шарпило, 1964; Мацаберидзе, 1967, 1976; Андрейко, 1969; Курашвили и др., 1989) tərəfindən geniş şəkildə öyrənilmişdir.

Azərbaycanda isə qulaqlı kirpinin helmint faunası Abşeron yarımadasında aparılan bəzi tədqiqatlar istisna olmaqla, demək olar ki, öyrənilməmiş qalırdı.

Abşeron yarımadasında ilk dəfə olaraq qulaqlı kirpidə yeni növ – *Rictularia apscheroni* aşkar edilmiş və növün tam təsviri verilmişdir (Мустафаев, 1971).

Daha sonra həmin ərazidə 6 qulaqlı kirpi tədqiq edilərək aşağıdakı növlər (*Brachylaemus recurvus, Rodentolepis erinacei, Physaloptera clausa, Rictularia schaldybini, Rictulularia apscheroni, Crenosoma striatum*) aşkar edilmişdir (Садыхов, 1981).

Azərbaycanda qulaqlı kirpinin helmint faunasının ətraflı öyrənilmədiyini nəzərə alaraq müxtəlif bölgələrdən 22 qulaqlı kirpi tam helmintoloji yarma üsulu ilə tədqiq edilmiş, və onlardan 4 sinfə aid olan 11 növ helmint aşkar edilmişdir. Bu helmintlərin 2 növü trematod, 2 növü sestod, 1 növü akantosefal, 6 növü isə nematodlar sinfinə aiddir.

Sinif *Trematoda* Rudolphi, 1808
Fəsilə *Brachylaemidae* Stiles et Hassall,1898
Cins *Brachylaemus* Dujardin,1845
Növ *Brachylaemus recurvus* (Dujardin,1845)

Azərbaycanda bu növ qulaqlı kirpidə qeyd edilmişdir (Садыхов, 1981). Gürcüstan Respublikası və digər xarici ölkələrdə bu helmintin kirpilər arasında geniş yayılması haqqında məlumat vardır (Шалды-бин, 1960; Юнь-Лянь, 1963; Мацаберидзе, 1967, 1976; Курашвили и др., 1989).

B.recurvus bizim tərəfimizdən Xaçmaz rayonunun düzənlik ərazilərində tədqiq edilmiş 6 qulaqlı kirpinin 2-də 7-12 fərd, Lənkaran rayonunun çay kənarı düzənlik meşələrindən tədqiq edilmiş 4 qulaqlı kirpinin 3-də 11-42 fərd aşkar edilmişdir.

Növün yayılma arealı düzənlik qurşağa daxil olan meşə ətrafı çəmənlikləri və mülayim rütübətli subtropik landşaftı əhatə edir.

Fəsilə *Echinostomatidae* Dietz, 1909
Cins *Euparyphium* Dietz, 1909
Növ *Euparyphium melis* (Schrank, 1788)

E.melis Ukrayna respublikasında kirpilərdə dəfələrlə qeyd edilsə də (Шарпило, 1964), Azərbaycanda ilk dəfə adi kirpidə qeyd edilmişdir (Садыхов, 1981).

Bizim tərəfimizdən ilk dəfə Lənkəran ərazilərində tədqiq edilmiş 4 qulaqlı kirpinin 1-də 6 fərd aşkar edilmişdir.

Bu növün də yayılma arealı mülayim rütubətli subtropik əraziləri əhatə edir.

Sinif *Cestoda* Rudolphi, 1808
Dəstə *Pseudophyllidae* Carus, 1863
Fəsilə *Diphyllobothriidae* Lühe, 1910
Cins *Spirometra* Müller, 1937
Növ *Spirometra erinacei–europei* (Rudolphi, 1919)

Bu helmintin yetkin mərhələsi vəhşi və əhli ətyeyən heyvanlarda, sürfə mərhələsi isə əlavə sahib olan həşəratyeyənlər, koramallar və gəmiricilərdə parazitlik edirlər (Курашвили и др., 1989).

S.erinacei–europei bizim tədqiqatda Şabran limanı ətrafında 2 qulaqlı kirpinin 1-də qarın boşluğundan 7 fərd, Lənkəran rayonunun çay kənarı düzənlik ərazilərində 4 qulaqlı kirpinin 2-də 5-8 fərd, Xaçmaz rayonunun meşə ətəklərində 6 qulaqlı kirpinin 3-də 4- 9 fərd pleroserkoidlər qeyd edilmişdir. Növün yayılma arealı rütubətli və subtropik əraziləri əhatə edir.

Fəsilə *Hymenolepididae* (Ariola, 1898)
Cins *Rodentolepis* Spassky, 1954
Növ *Rodentolepis erinacei* (Gmelin, 1789)

Azərbaycanda ilk dəfə Abşeron yarımadasında adi və qulaqlı kirpidə qeyd edilmişdir (Садыхов, 1981).

Bir sıra tədqiqatçıların məlumatına görə bu helmintin kirpilər arasında yayılma dərəcəsi çox yüksəkdir (Шалдыбин, 1960; Андрейко, 1969; Мацаберидзе, 1976; Курашвили и др., 1989).

Bu növ ilk dəfə Qazax rayonu meşə ətəyi ərazilərində 2 qulaqlı kirpinin 1-də 11 fərd, Xaçmaz rayonu ərazilərində 6 qulaqlı kirpinin 3-də 8-22 fərd, Şamaxı rayonunun dağətəyi ərazilərində 5 qulaqlı kirpinin 2-də 13-20 fərd, Göygöl rayonu ərazilərində isə 3 qulaqlı kirpidən 1-də 9 fərd aşkar edilmişdir.

Sinif *Acanthocephala* (Rudolphi, 1808)
Dəstə *Oliqacanthorhynchida* Petrotschoenko, 1956
Fəsilə *Oliqacanthorhynchidae* Southwell et Macfia, 1924
Cins *Nephridiorhynchus* Meyer, 1931
Növ *Nephridiorhynchus m*ayor (Bremser, 1811), Meyer, 1931

Bu növ Rusiya və Gürcüstan ərazilərində kirpilər arasında geniş yayılmışdır (Васильев, 1949; Шалдыбин, 1960; Юнь-Лянь, 1963; Мацаберидзе, 1967, 1976; Курашвили и др., 1989).

Bizim tərəfimizdən bu helmint Qazax rayonunun düzənlik ərazilərindən tədqiq edilmiş 2 qulaqlı kirpinin 1-də 12 fərd, Lənkəran rayonunun çay kənarı ərazilərindən 4 qulaqlı kirpinin 2-də 7-18 fərd, Xaçmaz rayonunun meşə ətyindən 6 qulaqlı kirpinin 2-də 16-32 fərd tapılmışdır.

Göründüyü kimi bu helmint qulaqlı kirpinin arealı ilə əlaqədar olaraq düzənlik ərazilərdə geniş yayılmışdır.

Sinif *Nematoda* Rudolphi, 1808
Dəstə *Trichcephalida* Skryabin ef Schulz, 1928
Fəsilə *Capillariidae* Neveu – Lemaire, 1936
Cins *Capillaria* Zeder, 1800
Növ *Capillaria erinacei* (Rudolphi, 1819)

C.erinacei-nin kirpilərdə Rusiya, Gürcüstan, Slovakiya və Yaponiya ərazilərində dəfələrlə qeyd edilməsi haqqında məlumat vardır (Васильев, 1949; Zarnowski, 1955; Шалдыбин, 1960; Юнь-Лянь, 1963; Chabuad, 1963; Шарпило, 1964; Ма-цаберидзе, 1976).

Azərbaycanda bu növ ilk dəfə bizim tərəfimizdən Xaçmaz rayonunun meşəətəyi ərazilərdən tədqiq edilmiş 6 qulaqlı kirpinin 2-də 4-9 fərd, Lənkəran rayonunun çay kənarı mşəliklərində 4 qulaqlı kirpinin 1-də isə 12 fərd miqdarında aşkar edilmişdir.

Göründüyü kimi növün yayılma arealı Böyük Qafqazın şimal – şərqində düzənlik meşəlikləri və Lənkəran təbii vilayətinin mülayim rütubətli

subtropik landşaftını əhatə etməklə kiçik ocaqlılıq şəklində yayılmışdır.

Fəsilə *Grenosomatidae* Schulz, 1951
Cins *Grenosoma* Molin, 1861
Növ *Grenosoma caucasicum* Rodanaya, 1956

G.caucasicum kirpilərin spesifik helminti olub, çox geniş areala malikdir (Васильев, 1949; Chabuad, 1963; Шарпило, 1964; Андрейко, 1969). Gürcüstan ərazisində bu helmintin kirpilər arasında yayılmasının ekstensivliyi 30-40%, intensivliyi isə 2-57 fərd arasındadır (Мацаберидзе, 1967, 1976; Курашвили и др., 1989).

G.caucasicum ilk dəfə bizim tərəfimizdən Şabran limanı ətrafında tədqiq edilmiş 2 qulaqlı kirpinin 2-də 8-22 fərd, Göygöl rayonu ərazisində 3-dən 1-də 11 fərd, Xaçmaz rayonu ərazisində 6-dan 3-də 8-22 fərd, Şamaxı rayonu ərazisində isə 5 qulaqlı kirpinin 2-də 14-32 fərd aşkar edilmişdir.

Fəsilə *Physalopteridae* Lepier, 1908
Cins *Physaloptera* Rudolphi, 1919
Növ *Physaloptera clausa* (Rudolphi, 1819)

Ph.clausa kirpilər üçün xarakterik növ olub, yayıldığı ərazilərdə yüksək ekstensivlik və istensivliklə müşahidə olunur (Курашвили и др., 1989).

Azərbaycanda *Ph.clausa* növü Abşeron yarımadasında adi və qulaqlı kirpidə qeyd edilmişdir (Садыхов, 1981).

Bizim tədqiqatımızda Qazax rayonu ərazisində tədqiq edilmiş 2 qulaqlı kirpinin 1-də 12 fərd, Şamaxı rayonu ərazisində 5-dən, 2-də 19-31 fərd, Xaçmaz rayonu ərazisində 6-dan, 3-də 22-47 fərd, Şabran limanı ətrafında 2-dən 1-də 18 fərd, Lənkəran ərazisində isə 4 kirpinin 2-də 24-32 fərd təsadüf edilmişdir.

Fəsilə *Rictulariidae* Railliet, 1961
Cins *Rictularia* Froelch,1802
Növ *Rictularia schaldybini* Schaldybin, 1960

Bu növ ilk dəfə Bars – Kelmes adalarında qulaqlı kirpidə qeyd edilərək növün tam təsviri verilmişdir (Шалдыбин, 1960). Bizim tədqiqatımız zamanı bu növ Xaçmaz rayonu ərazisində tədqiq edilmiş 6 qulaqlı kirpinin 2-də 3-9 fərd, Lənkəran rayonu ərazisində isə 4 kirpinin 1-də 6 fərd aşkar edilmişdir.

Növün arealı Böyük Qafqazın cənub ətəklərində meşə-bozqır landşaftı və Lənkəran təbii vilayətində mülayim rütubətli subtropik landşaftı əhatə edir.

Növ *Rictularia apscheroni* Mustafayev, 1971

R.apscheroni kirpilərə xas olub az yayılan helmintdir. Abşeron yarımadasında bu növ ilk dəfə qulaqlı kirpidə qeyd edilmişdir (Мустафаев, 1971).

Bizim tədqiqatımız zamanı Şabran limanı ətrafında tədqiq edilmiş 2 qulaqlı kirpinin 1-də 6 fərd, Xaçmaz rayonun meşə ətəyi düzənlik ərazilərində isə 6 qulaqlı kirpinin 2-də 3-9 fərd aşkar edilmişdir.

Növün yayılma arealı kiçik ocaqlılıqlar şəkilində Böyük Qafqazın cənub və şimal – şərq ətəklərində quru – çöl və bozqır landşaftlarını əhatə edir.

Fəsilə *Spiruridae* Oerley,1885
Cins *Physocephalus* Diesing, 1861
Növ *Physocephalus sexalatus* (Molin, 1860)

Ph.sexalatus xırda məməlilər arasında geniş yayılan helmint olub, axirinci sahibləri donuz və dəvələrdir. Gəmiricilər, kirpilər və yarasalar bu növün ehtiyat sahibləri, araliq sahibləri isə Scarabeidae və Passalidae fəsiləsinə aid olan böcəklərdir (Рыжиков и Назарова, 1959; Курашвили и др., 1989).

Bizim tərəfimizdən Şamaxı rayonunun dağətəyi ərazılərində tədqıq edilmiş 5 qulaqlı kirpinin 1-də 3 fərd, Lənkəran rayonunun çay kənarı ərazilərində tədqiq edilmiş 4 qulaqlı kirpinin 2-də 2-7 fərd aşkar edilmişdir.

Azərbaycanda aşkar edilmiş 11 növ helmint qonşu Gürcüstan respublikasında tədqiq edilmiş qulaqlı kirpilərin helmint faunası ilə müqayisə edilmişdir. Məlum olmuşdur ki, aşkar edilmiş helmintlərdən 4 növ – *B.recurvus, R.erinacei, N.mayor, Ph.clausa* həm Azərbaycanda, həm də Gürcüstanda qulaqlı kirpilərdə qeyd edilmişdir.

Qulaqlı kirpilərdə qeyd edilmiş 7 növ helmint – *E.melis, S.erinacai-europei, C.erinacei, G.caucasicum, R.apsheroni, R.schaldybini, Ph.sexalatus* yalnız Azərbaycanda qeyd edilmişdir.

Aşkar edilmiş helmintlərdən *S.erinacei-europei larva* vəhşi və əhli ətyeyən heyvanlar, *Ph.sexalatus larva* isə donuzlar, təkdırnaqlılar və dəvələr üçün epizootoloji əhəmiyyət kəsb edir.

Bizim tərəfimizdən epidemioloji əhəmiyyət kəsb edən helmint hələlik qeyd olunmamışdır. Bunu nəzərə alaraq kirpilər üzərində helmintoloji tədqiqat işini davam etdirmək çox vacibdir.

ƏDƏBİYYAT

Chabuad A.G., Raush R.L., Desset M.C. (1963) Nematodes Parasites de Rongeeurs et Insectivores japonais. Bull. Soc. Zool. France. **5-6:** 489.

Zarnowski E. (1955) Robakı pasozytnicze drobnych sakov lesnych (Rodentia i Insectivora)

Okolicy Pulaw (woj. Lubelskie)/ - Acta Parasitol. Pol.: 3.

Алекперов Х.М., Гошуналиев А.Г. (1976) К изучению фауны насекомоядных млекопитающих Азербайджана. Изв. АН Азерб. ССР (серия биол.наук) **2:** 88-92.

Андрейко О.Ф. (1969) Гельминтофауна насекомоядных Молдавии. Проблемы паразитологии. Киев, Наукова Думка **1:** 40-42.

Васильев В.В. (1949) Паразитофауна грызунов и насекомоядных окрестностей Ленинграда. Уч. Зал Ленингр. Гос. Университета (сер. биол. Наук) **101:** 73-80.

Курашвили Б.Е., Мацаберидзе Г.В., Садыхов И.А., Родоная Т.Э. (1989) Паразитические черви мелких млекопитающих фауны Закавказья. Тбилиси, Мецниереба: 197.

Мацаберидзе Г.В. (1967) Материалы к изучению гельминтофауны насекомоядных Восточной Грузии. Тбилиси, Мецниереба: 59-71.

Мацаберидзе Г.В. (1976) Гельминты микромаммалий Грузии. Тбилиси, Мецниереба: 235.

Мустафаев Ю.Ш. (1971) Новый паразит ушастого ежа *Rictularia apscheroni* Mustafayev nov.sp. (Nematod sp.) Уч. Зал АГУ (серия биол.) **3:** 56-58.

Петроченко В.И. (1958) Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Москва, АН СССР **2:** 324-327.

Рыжиков К.М., Назарова Н.С. (1959) О резервуарном паразитизме *Physocephalus sexalatus* и *Spirocerca lupi*. Тр. ГЕЛАН, Москва **IX :** 249-252.

Садыхов И.А. (1982) К познанию гельминтофауны насекомоядных в Азербайджанской ССР. Паразитологические исследования в Азербайджане. Баку, Элм: 67-74.

Скрябин К.И. (1928) Методы полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. Москва, МГУ: 45.

Соколов В.Е., Темботов А.К. (1989) Насекомоядные «Позвоночные Кавказа». Москва, Наука: 531.

Шалдыбин Л.С. (1960) Паразитические черви ушастого ежа с острова Барса – Кельмис. Гельминтологический сборник **2:** 58-72. **Шарпило Л.Д.** (1964) Новые для фауны Украины вида гельминтов от грызуна и насекомоядных. Труды УРНОП **3:** 206-215.

Юнь-Лянь (1963) Гельминтофауна грызунов и насекомоядных Южных районов Сибири и Дальнего Востока. Автореф. дисс. на соис. канд. биол. наук: 18 с.

С.А. Ализаде, М.Ш. Елчуев

Гельминтофауна Ушастого Ежа (*Hemiechinus Auritus* Gmelin, 1770) в Азербайджане

Для полного изучения гельминтофауны ушастого ежа были исследованы методом полного гельминтологического вскрытия 22 ежа. В результате исследований были выявлены относящиеся к 4 классам 11 видов гельминтов. Из них 2 вида относятся к трематодам, 2 вида – к цестодам, 1 вид – к акантоцефалам и 6 видов – к нематодам. В статье дана степень распространения 11-ти видов гельминтов по отдельным районам.

S.A. Alizadeh, M.Sh. Yolchuyev

Helminthofauna of Eared Hedgehog (*Hemiechinus Auritus* Gmelin, 1770) in Azerbaijan

22 hedgehogs from different districts of Azerbaijan were analyzed and 11 species of helminthes were recorded. From them *Euparyphium melis, Spirometra erinacei-europei, Nephridiothynchus mayer, Capillaria erinacei, Physocephalis sexalatus* were recorded in hedgehogs by us for the first time.

AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 165-169 (2011)

Abşeron Yarımadasında Ağaclara Zərərverən Başlıca Ksilofaqların *(Coleoptera)* Morfobioekoloji Xüsusiyyətləri və Entomofaqları

Z.M. Məmmədov*, L.A. Şirinova
*AMEA Zoologiya İnstitutu, *E-mail: nauka-205@mail.ru*

Məqalədə, Abşeron yarımadasında ilk dəfə aparılan tədqiqatlar nəticəsində ağaclara zərərverən 7 fəsiləyə mənsub 12 növ ksilofaqdan 7 növünün morfo-bioekoloji xüsusiyyətləri, yayılmaları, təsərrüfat əhəmiyyəti və entomofaqları haqda məlumat verilir. Qeyd olunan 12 növ ksilofaqın biotənzimlənməsində 10 növ entomofaqdan 4 növünün (*Xorides irrigator* F., *Atanycolus initiator* Nees., *Nudobius umbratus* Motsch., *Thanasimis formicarius* L.) bioekoloji xüsusiyyətləri onların ksilofaqların sayının aşağı düşməsində rolu aydınlaşdırılmışdır. Aşkar edilmiş ksilofaqlardan 4 növü (*Dicerca berolinensis* Hbst., *Leptura succedanea* Lew., *Morimus asper* Sulz., *Scolytus mali* Bechst.), entomofaqlardan isə 2 növü (*Scambus terebrans* Ratz., *Tachuta nana* Gyll.) Azərbaycan faunası üçün ilk dəfə qeyd olunur.

Azərbaycan iqtisadiyyatının inkişafında meşə sənayesi və meyvəçilik əsas yerlərdən birini tutur. Bu məqsədlə də Respublika hökümətinin 2008-2015-ci illər üçün Dövlət Proqramında Əhalinin ərzaq məhsulları ilə etibarlı təminatına və ərzaq təhlükəsizliyinə dair verdiyi sərəncamların həyata keçirilməsi əsas vəzifələrdən biridir.

Son illər meşə və meyvə ağacları bir sıra ksilofaq böcəklər (qızıl böcəklər, ağacovanlar, uzunbığ, uzunburun, qabıqyeyən və lövhəbığ böcəklər) tərəfindən məhv edilir və sıradan çıxarılır. Onlar ağacların kök, gövdə və qabıqları altında qidalanaraq meşə və meyvə ağaclarına ciddi zərər verməklə məhsuldarlığa və ağac emalının keyfiyyətinə mənfi təsir göstərirlər.

Keçmiş SSRİ məkanında ksilofaqlar və onların entomofaqları (parazit və yırtıcıları) haqda məlumatlara Rusiya Federasiyasının Sibir vilayətində aparılan tədqiqatlarda (Коломиец и Богданова, 1980) rast gəlinirsə də, Qafqazda, Orta Asiya respublikalarında, Baltikyanı ölkələrdə, Moldovada, Belorusda və Ukraynada ayrıca olaraq heç bir tədqiqat işi aparılmamışdır. Yalnız Azərbaycanın Şəki-Zaqatala və Lənkəran bölgəsində Z.M. Məmmədov və b. (1997) tərəfindən meşə ağaclarına zərərverən ksilofaqlar və onların entomofaqları mövzusunda tədqiqat işləri aparılmış və nəticədə 25 növ ksilofaq və 24 növ entomofaq qeydə alınmışdır.

Bizim tədqiqatlarımız (2008-2009-cu illər) nəticəsində Abşeron yarımadasında meşə və meyvə ağaclarına (palıd, qovaq, cökə, ağcaqayın, fısdıq, ərik, gavalı, şaftalı, tut və s.) 12 növ ksilofaqın zərər verdiyi aşkar edilmişdir. Bunlar 7 fəsilədən ibarət olmaqla böcəklər (*Coleoptera*) dəstəsinə aiddirlər.

Aşkar edilmiş ksilofaqlardan 7 növünün meşə və meyvə ağaclarına daha çox zərər verdiyini nəzərə alıb onların morfo-bioekoloji xüsusiyyətləri, təsərrüfat əhəmiyyəti və təbii düşmənləri geniş öyrənilmişdir.

1. Maral böcək – *Lucanus cervus* L. (*Lucanidae*). Nadir növ kimi bir çox ölkələrin qırmızı kitabına salınıb. Azərbaycanda bu böcəyə az-az rast gəlinir. İlk dəfə olaraq Z.M. Məmmədov və b. (1997) tərəfindən 18 iyun 1991-ci il tarixdə İsmayıllı rayonunun meşə senozlarında, Abşeron yarımadasında isə (25.06.2008-ci il) imaqo mərhələsində bağ və meşə ağaclarında biz tərəfdən qeydə alınmışdır. Böcəklər ağacın gövdəsində ağac ovuntusundan hazırlanmış xüsusi kameralarda qışlayırlar. Yaşlı fərdlərə may-iyun aylarında bağ və meşə sahələrində gecələr elektrik işığı ətrafında rast gəlinir. Onlar ağacların ifraz etdiyi şirə ilə qidalanırlar. Yumurtalarını çürümüş (məhv olmuş) ağacların qabığı altına (kök hissəyə yaxın yerə) qoyurlar. 35-40 gündən sonra yumurtalardan çıxan sürfələr ağacın oduncağı ilə qidalana-qidalana gedib onun kök hissəsində xüsusi kameralarda puplaşırlar. Ədəbiyyat məlumatlarına (Медведев, 1974) əsasən bir nəslin inkişafı 5-6 il çəkir. Maral böcək Avropada, Volqa ətrafında, Krımda, Qafqazda yayılmışdır. Abşeronda ağac gövdəsinin torpaqda olan kök hissəsindən əldə etdiyimiz 3-4-cü yaş sürfələrində parazitlik edən 3 növ entomofaq qeydə alınmışdır (Cədvəl 1).

2. Kərgədan böcək – *Oryctes nasicornis* L. (*Scarabaeidae*). Bu böcəyə Abşeronun hər bir kəndində rast gəlinir. İlk əvvəl elektrik işığından (may-avqust), sonra isə iyun-iyul aylarında ağacların (yerə yıxılmış, çürümüş və bir sözlə məhv olmuş) gövdəsi daxilindən pup mərhələsində yığılmışdır.

Böcəyin erkək fərdinin baş hissəsində kərgədanda olduğu kimi bir ədəd buynuza oxşar çıxıntı var. Bədənin uzunluğu 26-41 mm-ə çatır.

Bığları 10 buğumdan ibarətdir. Böcəklər axşam və gecə saatlarında uçurlar. Gündüz isə çürüntülər, yarpaqlar və qabıq altında gizlənirlər. Dişi fərdlər yumurtalarını ağacların gövdə daxilinə və çürümüş ağac kötüklərinin içərisinə qoyurlar. Yumurtadan çıxan sürfələr (iyun-avqust) qidalandıqları ərik, tut, palıd və qovaq ağaclarına 25-30% zərər vururlar. Güclü gəmirici ağız aparatına malikdirlər. Sürfələrin inkişafı ağacların gövdə daxilində getməklə bir neçə il çəkir və bu mərhələdə də orada qışlayırlar. Çürümüş ağacların gövdələri daxilində ağac ovuntularından hazırlanmış xüsusi baramalar içərisində puplaşırlar. Pupdan çıxan böcəklər bir neçə gün ağacın daxilində sakit vəziyyətdə qalırlar və iyul-avqust aylarında uçmağa başlayırlar. Ədəbiyyat məlumatlarına (Məmmədov və b., 1997) əsasən bir nəslin inkişafı 3-4 il çəkir.

Kərgədan böcək dünyanın Avropa hissəsində, Afrika və Suriyada, Qafqazda, Orta Asiyada və Şərqi Sibirdə yayılmışdır. Azərbaycanda Naxçıvan MR-sı, Şəki-Zaqatala və Lənkəran bölgələrində Z.M. Məmmədov və b. (1997) tərəfindən qeyd edilmişdir. Abşeronda sürfə mərhələsindən alınmış entomofaqları (Cədvəl 1).

3. Boz rəngli qızılböcək – *Capnodis tenebricosa* Hbst. (*Buprestidae*). Abşeronda geniş yayılmışdır. Böcək meyvə və meşə ağaclarına, xüsusilə palıd, ağcaqayın, gavalı və əriyə ciddi zərər verir. Qovaq və palıd ağacının çürümüş köklərinə iyulda daha çox zərər verdiyi aşkar edilmişdir. Böcəklərə bütün yay fəsli rast gəlinir. May ayında yumurta qoyurlar. Yumurtalar əsasən ağacın gövdəsinin yarıqlarına və qabıqaltına qoyulur. Yumurtadan iyun ayında çıxan sürfələr ağacın gövdəsinə girərək qidalana-qidalana kökə tərəf irəliləyirlər. Ağacların tör-töküntüsü altında imaqo mərhələsində qışlayırlar. İl ərzində bir nəsl verir. Zərərvericinin sürfə mərhələsində 5 növ entomofaq fəaliyyət göstərir (Cədvəl 1).

Azərbaycanın Şamaxı-Qobustan, Gəncə-Daşkəsən, Salyan-Muğan və Lənkəran zonasında geniş yayılmışdır (Самедов, 1963). Dünyada isə, Avropada, İranda, Suriyada, Afrikada, Qafqazda, Qazaxıstanda yayılmışdır (Медведев, 1974).

4. Fıstıq diserçası – *Dicerca berolinensis* Hbst. (*Buprestidae*). Abşeronda ilk dəfə bizim tərəfdən qeydə alınır. İyul ayının 25-30-da Mərdəkan kəndində və AMEA-nın Mərdəkan dendrarisində palıd ağacından götürülmüşdür. Böcəklər əsasən iyun-iyul aylarında uçurlar. Bədənin uzunluğu 20-24 mm-dir. Rəngi bozumtul-tunc rəngindədir. İyulun axırlarında qovaq, palıd, küknar və fıstıq ağaclarının kökə yaxın, ağac qabığının yarıq hissəsinə yumurta qoymağa başlayırlar. Yumurtadan çıxan sürfələr gövdənin içərisinə girərək, bütün yaş dövrlərini orada keçirməklə, qidalanırlar. Sürfələrin inkişafı bir neçə il davam edir. Aparılan hesablamalara əsasən, hər 10 fıstıq ağacından 7-si böcəyin sürfələri tərəfdən zərər çəkir. İldə 2 nəsil verir. Zərərvericinin sayının tənzimlənməsində 6 növ entomofaq aşkar edilmişdir (Cədvəl 1).

Dünyada cənub və mərkəzi Avropada, Polşada, Ukrayna və Moldovada yayılmışdır (Медведев, 1974).

5. Dənəvərbığlı uzunbığ – *Megopis scabricornis* Scop. (*Cerambycidae*). İmaqo mərhələsinə 2009-cu ildə Novxanı kəndində şam və tut ağacının gövdəsi üzərində rast gəlinmişdir. Sürfələri isə sentyabr ayında Nardaran kəndində, palıd ağacının kökə yaxın gövdəsindən və yerə yıxılmış çürük və quru ağacdan götürülmüşdür. Sürfələr ağacın qabığının altından başlayaraq qidalana-qidalana, gövdənin dərinliyinə qədər gedib çıxır və oradaca inkişaflarını başa vurub puplaşırlar.

Puplaşma ayrı-ayrı oyuqlarda, barama içərisində gedir. Bu baramalar ağac ovuntularından düzəldilir. İyulun ortalarında böcəklər uçmağa başlayırlar. Bir nəslin inkişafı iki ilədək çəkir. Böcəyə dənizkənarı sahələrdə daha çox rast gəlinir. Kütləvi halda bir neçə ağacı sıradan çıxara bilirlər, ağac məhv olmaqdan başqa öz tərkibini itirir və tamam yararsız hala düşür. 7 növ entomofaqı aşkar edilmişdir (Cədvəl 1). Azərbaycanda Şəki-Zaqatala, Quba-Xaçmaz, Gəncə-Daşkəsən, Dağlıq Qarabağ, Naxçıvan MR və Lənkəran vilayətində yayılmışdır (Самедов, 1963).

Dünyada Cənubi Avropada, Asiyada, Ukraynada, Qafqazda yayılmışdır (Медведев, 1974).

6. Alp rozaliyası – *Rosalia alpina* L. (*Cerambycidae*). Nadir və nəsli kəsilməkdə olan növ kimi "Qırmızı kitaba" salınıb. Abşeronun meyvə və meşə sahələrində yerə yıxılmış və qurumuş ağacların gövdəsi üzərində rast gəlinir. İnkişafı qovaq, fıstıq, çinar, söyüd, palıd və meyvə ağaclarının gövdəsində gedir. Sürfə mərhələsində zərər verir. Hər 5 ağacdan 3-də onun sürfələrinə rast gəlmək olur. Sürfələr sağlam və sağlam olmayan ağacların gövdəsi ilə qidalanmaqla bütün yaş dövrlərini orada keçirirlər və orada da puplaşırlar. İyul-avqust aylarında böcəklər uçmağa başlayırlar. İlk günlər onlar ağacların gövdəsi üzərində gün düşən tərəfdə sakit vəziyyətdə olurlar. Bu vaxt onları asanlıqla tutmaq olur. Böcəklərin cütləşməsi günəşli havada daha əlverişli keçir. 3-4-gündən sonra yumurtalarını ağacların qabığı altına və yarıqlarına qoyur. 12-14 gündən sonra yumurtalardan sürfələr çıxır. 4 növ təbii düşməni qeydə alınmışdır (Cədvəl). Azərbaycanda Şəki-Zaqatala bölgəsinin İsmayıllı rayonunun meşə sahəsində qovaq ağacının gövdəsi üzərindən (1 ədəd imaqo) iyun ayında Z.M. Məmmədov və b. (1997) tərəfindən əldə edilmişdir.

Cədvəl 1. Abşeron yarımadasında ağaclara zərərverən ksilofaqlar və onların entomofaqları

Say №si	KSILOFAQLAR	ENTOMOFAQLAR									
		Parazitlər								Yırtıcılar	
		Xorides irriqator F.	*Scambus terebrans* Ratz.*	*İtoplectis alternans* Grav.	*Atanycolus initiator* Nees.	*Doructes undulatus* Ratz.	*Coeloides abdominalis* Zett.	*Scolis maculatsa* Dr.*	*Tachyta nana* Gyll.*	*Nudobius umbratus* Motsch.	*Thanasimus formicarius* L.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Maral böcək – *Lucanus cerrus* L.**	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+
2	Kərgədan böcək – *Oructes nasicornis* L.	-	+	-	-	-	-	+	+	-	+
3	Boz rəngli qızılböcək – *Capnodis tenebricosa* Hbst.	+			+		+		+	+	
4	İkirəngli qızılböcək – *Anthaxia bicolor* F.**	+	-	+	-	-	+	-	-		+
5	Fıstıq diserçası – *Dicerca berolinensis* Hbst.*	+	+	-	+	+	-	-	-	+	+
6	Dənəvərbığlı uzunbığ – *Megopis scabricornis* Scop.	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+
7	Alp rozaliyası – *Rosalia alpina* L.**	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
8	Böyük palıd uzunbığı – *Cerambyx cerdo* L.	+	-	-	+	-	+	-	-	-	+
9	Leptura uzunbığ böcəyi – *Leptura succedanea* Lew.*	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-
10	Qara uzunbığ – *Morimus asper* Sulz.*	+				+		-	-	+	+
11	Albalı uzunburunu – *Moqdalis flavicornis* Gyll.	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-
12	Meyvə qabıqyeyəni – *Scolytus mali* Bechst.*	-	-	+	-	-	+	-	+	-	+

Şərti işarələr: * - Azərbaycan faunası; ** - Abşeron faunası üçün ilk dəfə qeyd olunur.

Dünyada cənub və şərqi Avropada, Suriyada, Krımda və Qafqazda yayılmışdır. Bəzi ölkələrdə nadir növ kimi (Polşa, Çexoslovakiya, Ukrayna və s.) Qırmızı kitaba salınmışdır (Медведев, 1974). Abşeron yarımadası üçün ilk dəfə biz tərəfdən qeyd olunur.

7. Böyük palıd uzunbığı – *Cerambyx cerdo* L. (*Cerambycidae*). Meşə senozlarında palıd ağacının birinci dərəcəli zərərvericisidir. Böcəklərin uçuşu may ayından avqust ayınadək davam edir. Əsasən meyvə və meşə ağaclarına palıda, cökəyə, tuta, əriyə, qoza, at şabalıdına və şama zərər verir. Bakı və Sumqayıt şəhərlərində daha çox yayılmışdır. Yaşlı fərdlər ağacların ifraz etdiyi şirə ilə qidalanırlar. Bir neçə gün cütləşmədən sonra, iyun-iyul aylarında ağacların gövdələri daxilinə yumurta qoymağa başlayırlar. 12-14 gündən sonra yumurtadan çıxan sürfələr gövdənin içərisində qidalanaraq öz inkişaflarını 2-3 ilə başa vururlar. Hər ağacın gövdəsində 18-20 sürfə olur. Sürfələrin puplaşması üçüncü ildə baş verir. Onların təbiətdə görünməsi mayın axırlarından başlayaraq sentyabr ayının əvvəllərinə qədər davam edir. Böcəklərin bədən uzunluğu 24-25 mm-ə çatır. Rəngi qara-qəhvəyidir. İldə 3 nəsil verir. 4 növ entomofaq onun sayının düşməsində fəaliyyət göstərir (Cədvəl 1).

Palıd uzunbığı Azərbaycanın Şəki-Zaqatala, Quba-Xaçmaz, Şamaxı-Qobustan, Dağlıq Qarabağ, Naxçıvan MR və Lənkəran zonasında yayılmışdır (Самедов, 1963). Dünya miqyasında Cənubi Avropada və Şərqi Afrikada, Krımda, Qafqazda və Ukraynada yayılmışdır (Медведев, 1974).

Adları çəkilən 7 növ ksilofaqın sayının aşağı düşməsində 10 növ parazit və yırtıcı həşəratın (təbii düşmənləri) fəaliyyəti müəyyənləşdirilmişdir.

Entomofaqlardan 5 növü Abşeron yarımadası faunası üçün, ksilofaqların entomofaqı kimi hamısı ilk dəfə göstərilir. Ksilofaqların sayının aşağı düşməsində 4 növ entomofaqın daha böyük rol oynadığı qeyd edilmişdir ki, onların bioekologiyası, yayılması və təsərrüfat əhəmiyyəti haqda qısa məlumat verməyi lazım bilirik.

Xorides irrigator **F. –** İxnevmonid fəsiləsinə aid olan bu növ Azərbaycan faunası üçün ilk dəfə Z.M. Məmmədov və b. (1997) tərəfindən Şəki-Zaqatala bölgəsində qeydə alınmışdır. Abşeron yarımadasında uzunbığ böcəklərin ksilofaq (qızılböcək, uzunbığ böcək) sürfələrində parazitlik edir (Cədvəl 1). Ədəbiyyat məlumatına əsasən (Коломиец и Богданова, 1980) Avropa ölkələrində, o cümlədən keçmiş SSRİ-də uzunbığ böcəklərin paraziti kimi göstərilir.

Parazitin bədən uzunluğu 10-13 mm-dir. Qarıncıq hissəsi qaradır. I və III buğumları qırmızımtıl-bozdur. O, uzunbığ böcəyin ortayaşlı sürfə mərhələsində parazitlik edir. Parazit sahibin ağacın gövdəsi daxilində açmış olduğu yolla gedərək, sürfəni tapır və yumurtasını onun bədəni daxilinə qoyur. 2-3 gündən sonra (iyun ayı) yumurtadan çıxan sürfələr sahib bədəni ilə qidalanaraq öz inkişafını 16-18 günə başa vurur.Puplaşma ağacın qabığı ilə oduncağı arasında gedir. Pup dövrü 8-10 gün çəkir. İyunun axırlarında və iyulun əvvəllərində puplardan parazitlər çıxır. Puplar ağ rəngdə olur.

Atanycolus initiator **Nees. –** Ədəbiyyat məlumatlarına əsasən (Коломиец и Богданова, 1980) uzunbığ böcəklərin, qızılböcəklərin və bəzən də qabıqyeyən böcəklərin sürfələrini və hətta şüşəqanad kəpənəklərin tırtıllarını yoluxdurur. Abşeron yarımadasında bu brakonid növünün sürfə və pup mərhələsinə palıd, qovaq və fıstıq ğaclarının qabıqaltında tez-tez rast gəlinir. Xüsusilə yerə yıxılmış ağaclarda daha çox müşahidə olunur. Parazit, maral böcəyin və kərgədan böcəyin kiçik yaşlı sürfələrini yoluxdurur. Təbiətdə parazitin uçuşu mayın axırlarından sentyabrın axırınadək davam edir. Yumurtasını ağacın qabığını deşməklə onun (qabığın) altında qidalanan sürfənin üzərinə bir ədəd hesabı ilə qoyur. Sahibin bədənində ilk brakonid sürfəsinə iyun ayının ortalarında (15-20-də) rast gəlinmişdir. Sürfələr tək-tək, ağ baramanın içərisində puplaşırlar. Bu puplar ağacın oduncağı ilə qabığı arasında yapışmış vəziyyətdə olur. Yaşlı fərdlər iyulun 5-i ilə 10-u arasında puplardan çıxırlar, kütləvi uçuş iyulun 15-20-ə təsadüf edir. Yığılmış materiallara və müşahidələrə əsasən parazit ildə 2 nəsil verir. Birinci nəsil lövhəbığ böcəklərin və ikinci nəsil qızılböcəklərin sürfəsində inkişaf edir. Elektrik işığına yığılırlar.

Nudobius umbratus **Motsch. –** Bu yırtıcı stafilin böcəyi yarımadanın meşə senozlarında (Xırdalan, Xızı və s.) geniş yayılmış və ksilofaqların sayının aşağı düşməsində əsas yerlərdən birini tutur. Abşeron yarımadasında ilk dəfə biz tərəfdən qeyd olunur. Böcəyin bədəni qaradır. Bədənin uzunluğu 6,5-8 mm-ə çatır. Sürfəsinin uzunluğu 9 mm-dir. Əsaən qızılböcəklərin sürfələri ilə qidalanırlar. Palıd və qovaq ağaclarının qabıqaltı və oduncaq hissəsində aparılan müşahidələrə əsasən stafilinin özü (imaqosu) qabıqyeyənlərin yumurtaları ilə qidalanır. Belə ki, bir gün ərzində (laboratoriyada) bir yaşlı böcək 4 qabıqyeyən yumurtası, sürfəsi isə 20 qabıqyeyən yumurtası yemişdir. Bir sürfə öz inkişafı müddətində 15 qabıqyeyən və 10 ədəd qızılböcək yumurtası ilə qidalanmışdır. Böcəklərə may ayının 15-dən sentyabrın axırlarınadək rast gəlinir. İnkişaf mərhələsi qabıq altında və ya ağacın oduncaq hissəsində başa çatır. Yumurtanın inkişafı 14-16 gün, sürfənin inkişafı isə 15-16 gün çəkir. İmaqo mərhələsində ağacın ksilofaqlar tərəfindən yeyilmiş və ovuntu halına salınmış unlu hissəsində qışlayır.

Böcəyin təsərrüfat əhəmiyyəti var. O, qızılböcəklərin və qabıqyeyənlərin sayının aşağı düşməsində mühüm rol oynayır.

Thanasimis formicarius **L. –** Bu yırtıcı alaböcək *Oleridae* fəsiləsindən olub, tədqiqat apardığımız zonada geniş yayılmışdır. Qabıq-yeyənlərin sayının aşağı düşməsində mühüm rol oynayır və böyük təsərrüfat əhəmiyyətinə malikdir.

Bir sıra müəlliflər tərəfindən geniş öyrənilmişdir. Rusiyada və digər keçmiş SSRİ dövlətlərində isə bu böcəyin öyrənilməsinə axırıncı illərdə diqqət yetirilmişdir (Воронцов, 1984). Bizim respublikamızda isə ilk dəfə olaraq Z.M. Məmmədov və b. (1997) tərəfindən öyrənilmişdir. Abşeronda böcəklər aprelin axırı və mayın əvvəllərində uçmağa başlayırlar. Bu ərəfədə qışlamadan çıxan qabıqyeyənlər və qızılböcəklər öz yumurtalarını ağacların qabıqaltına və ya oduncaq hissəsinin yarıqlarına qoyurlar. Təbiətdə kütləvi uçuş müddəti iyun ayının ikinci yarısınadək davam edir. Sonra tək-tək görünür və fəaliyyəti nəzərə çarpmır. Sentyabr ayının ortalarında Xırdalan və Buzovnada rast gəlinib. Böcək imaqo halında qışlayır. Qışlamadan çıxan böcəklər asanlıqla bir ağacdan digərinə və hətta bir meşə sahəsindən digər meşə sahəsinə keçir. Yırtıcı böcəklərin cütləşməsi

əsasən ksilofaqların geniş yayıldığı ağaclar üzərində gedir, həmin ağaclarda daha tez-tez cütləşmiş vəziyyətdə rast gəlinməsi və onların həmin ağaclar üzərinə yumurta qoyması da elə sahiblə bağlıdır. Cütləşmədən 5-6 gün sonra yumurtaqoyma baş verir. Böcəklər ağacların qabığı altına və ya yarıq hissələrinə tək-tək 20-60-dək yumurta qoyurlar. Yumurtalar, əsasən ksilofaqların yumurta qoyduqları və ya ağacın içərisinə, sürfələrin giriş yoluna yaxın hissələrdə yerləşdirilir. Bir dişi fərd 30-a yaxın, N.Q. Kolomiyes və D.A. Boqdanova (Коломиец и Богданова, 1980) görə 11-dən 115-dək, A.İ. Voronsova (Воронцов, 1984) görə 95-dək yumurta qoyur. Yumurta mərhələsi 8-12 gün çəkir. Yumurtadan çıxan sürfələrə mayın axırlarında və iyunun əvvəllərində rast gəlinir. Sürfələrin rəngi sarımtıl-ağ və ya sarımtıl-çəhrayı olur. Sürfələr 4 yaş dövrü keçirir. Axırıncı yaş sürfənin uzunluğu 18-20 mm-ə çatır. Sürfənin inkişafı 55-60 gün çəkir, payızda ağacın kök hissəsinə miqrasiya edərək, ağacın ksilofaqlar tərəfindən yeyilib, ovulmuş hissəsində pup-beşikcik düzəldərək orada da qışlayırlar.

Tanasimus böcəyinin olduqca böyük təsərrüfat əhəmiyyəti vardır.

ƏDƏBİYYAT

Məmmədov Z.M., Mirzəyeva N.B., Əhmədova V.Ə. (1997) Azərbaycanın Böyük Qafqaz zonasında meşə ağaclarına zərərverən ksilofaqlar və onların təbii düşmənləri. AMEA-nın Xəbərləri (biol. elm. ser.) **1-6:** 23-29.

Воронцов А.И. (1984) Биологическая зашита леса. Лесная промышл., М.: 119 с.

Коломиец Н.Г., Богданова Д.А. (1980) Паразиты и хищники ксилофагов Сибири. Наука (Сибирское отделение), Новосибирск: 227 с.

Медведев С.И. (1974) Насекомые и клещи вредители сельскохозяйственных культур. Наука, Ленинград, **2:** 119 с.

Самедов Н.Г. (1963) Фауна и биология жуков вредящих сельскохозяйственным культурам в Азербайджана. Изд. АН Азерб.: 377 с.

З.М. Мамедов, Л.А. Ширинова

Морфо-Биоэкологические Особенности Основных Ксилофагов. Вредящих Плодовым Культурам, и их Энтомофаги в Условиях Апшерона

В результате исследований проведенных на Апшеронском полуострове было выявлено 12 видов из 7 семейств ксилофагов, вредящих деревьям. Изучены морфо-биоэкологические особенности, распространение и хозяйственное значение 7 наиболее вредных видов. Из зарегистрированных 12 видов ксилофагов выведено 10 видов энтомофагов. Из них у 4 видов (*Xorides irrigator* F., *Atanycolus initiator* Nees., *Nudobius umbratus* Motsch., *Thanasimis formicarius* L.) были изучены биоэкологические особенности и их роль в снижении численности ксилофагов. От изученных ксилофагов 4 вида (*Dicerca berolinensis* Hbst., *Leptura succedanea* Lew., *Morimus asper* Sulz., *Scolytus mali* Bechst.), а из энтомофагов 2 вида (*Scambus terebrans* Ratz., *Tachuta nana* Gyll.) впервые отмечаются для фауны Азербайджана.

Z.M. Mamedov, L.A. Shirinova

Morphobioecological Peculiarities of the Main Xylophages Orchard Pests and their Entomophages on Absheron Peninsula

In the result of investigations carried out in Absheron Peninsula 12 species of xylophages pests from 7 families were found. Morphobioecological peculiarities distribution and practical importance of 7 most harmful species were studied. Ten species of entomophages were obtained from 12 registered species of xylophages. In four species of these (*Xorides irrigator* F., *Atanycolus initiator* Nees., *Nudobius umbratus* Motsch., *Thanasimis formicarius* L.) bioecological peculiarities and the role in reduction of xylophages populations were investigated. Four species of xylophages (*Dicerca berolinensis* Hbst., *Leptura succedanea* Lew., *Morimus asper* Sulz., *Scolytus mali* Bechst.) and two species of entomophages (*Scambus terebrans* Ratz., *Tachuta nana* Gyll.) are reported to the fauna of Azerbaijan for the first time.

Azərbaycan Florasına Daxil olan Dərman Bitkilərində Yayılan Anamorf Göbələklərin Ümumi Xarakteristikası

P.Z. Muradov[1]*, N.Ş. Hacıyeva[2], N.N. Mustafazadə[1], İ.Ə. Əliyev[1], F.X. Qəhrəmanova[1]
[1]*AMEA Mikrobiologiya İnstitutu, *E-mail: azmbi@mail.ru*
[2]*Bakı Dövlət Universiteti*

Aparılan tədqiqatların nəticəsində Azərbaycan florasına daxil olan dərman bitkilərinin mikobiotası tədqiq edilmiş və müəyyən edilmişdir ki, nümunə götürülən 83 bitki növündə 117 növ göbələk yayılmışdır. Qeydə alınan göbələklərin 2/3 hissəsi anamorf göbələklərə, qalanları isə bazidiomisetlərə, askomisetlərə və ziqomisetlərə aiddir. Dərman bitkilərində yayılması qeydə alınan göbələklər arasında həm fitopatogenlər, həm toksigenlər, həm də allergen göbələklərin olması da müəyyən edilmişdir.

Açar sözlər: *mikobiota, dərman bitkiləri, rastgəlmə tezliyi, fitopatogen, toksigen*

GİRİŞ

Məlum olduğu kimi ali bitkilərin bir çoxu dərman əhəmiyyətlidir və insanlar hələ qədim zamanlardan bəri onlardan bu və ya digər xəstəliyin müalicəsində istifadə etmişlər (Дамиров и др., 1988). Belə xüsusiyyətə malik bitkilər Azərbaycan florasındada geniş rast gəlinir ki, hazırda onlar Azərbaycan florasında 1545 növlə təmsil olunurlar ki, bu da Azərbaycan florasına daxil olan ümumi bitki növlərinin 34,3%-ni təşkil edir (Mehdiyeva, 2011). Qeyd etmək lazımdır ki, bu saya başqa yerlərdən gətirilərək yerli şəraitə introduksiya edilən növlərdə daxildir.

Bu gün Azərbaycanda rast gəlinən dərman bitkilərindən adi balqabaq (*Cucurbita pepo* L.), adi yağtikan (*Alhagi pseudalhagi* (Bieb.) Fisch.), adi quşarmudu (*Sorbus caucasigena* Kom.), adi çaytikanı (*Hippophae rhamnoides* L.), acı yovşan (*Artemisia absinthium* L.), adi şam (*Pinus sylvestris* L.), biyan (*Glycyrrhiza glabra* L.), dəfnə (*Laurus nobilis* L.), gülxətmini (*Althaea officinalis* L.), gülünbahar (*Calendula officinalis* L.), qumral əvəlik (*Rumex crispus* L.), zeytun (*Olea europaea* L.), yapon saforası (*Sophora japonica* L.), gəcəvər (*Acorus celamus* L.), nanə (*Mentha piperita* L.), qarğıdalı (*Zea mays* L.), çökə (*Tilia beqoniifolia* Stev.), çobanyastığı (*Matricaria chamomilla* L.), valerian (*Valeriana officinalis* L.), güləbrişin (*Albizzia julibrissin* Durazz.), zirinc (*Berberis vulgaris* L.), pion (*Paeonia* L.), rozmarin (*Rozmarin officinalis* L.), yalanqoz (*Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth ex İ.İljinsk.), yemişan (*Crataegus pentagyna* L.) və digərləri nisbətən geniş yayılmışlardan (Дамиров и др., 1988; Qurbanov, 2009; Mehdiyeva, 2011) hesab edilir.

Dərman bitkiləri əsasən tərkiblərindəki bioloji, ilk növbədə farmakoloji aktivliyə malik olan maddələrə görə diqqəti cəlb edirlər. Farmakoloji aktiv maddələr isə kimyəvi tərkibinə görə müxtəlif olurlar və hazırda onların sistemləşdirilməsində (www.medunica.info/svedeniy/obsvedeniy.htm) bu xüsusiyyətdən də geniş istifadə edilir.

Azərbaycanda yayılan dərman bitkilərinin bir çoxu aparılan müxtəlif xarakterli tədqiqatların predmetinə çevrilibdir və onların sistematikası, botaniki-coğrafi rayonlar üzrə paylanmasına, mənşəyinə, terapevtik xüsusiyyətlərinə görə geniş tədqiq edilmişdir (Дамиров и др., 1988; Qurbanov, 2009; Mehdiyeva, 2011). Lakin dərman bitkilərinin, istər Azərbaycan florasına aid olan, istərsə də introduksiya olunan növlərin sistemli şəkildə mikoloji, o cümlədən fitopatoloji aspektdə tədqiq edilməyibdir və yalnız aparılan bəzi tədqiqatlarda göbələklərin məskunlaşma yerləri göstərilərkən, bu və ya digər dərman bitkilərinin adlarına da rast gəlmək mümkündür. Baxmayaraq ki, hər il göbələklərin törətdiyi xəstəliklər nəticəsində bu və ya digər növlərin məhsuldarlığı kifayət qədər azalır, bir çoxu məhv olur və nəticədə populyasiyada fərdlərin sayı azalır (Хохряков и др., 2003). Bunların qarşısının alınması, yəni müşahidə olunan mənfi xarakterli təsirlərin aradan qaldırılması üçün kompleks tədbirlərin müəyyən edilməsi üçün isə dərman bitkilərinin mikobiotasının, xüsusən onun patogen nümayəndələrinin əhatəli şəkildə tədqiq edilməsi, göbələk-sahib bitki arasındakı münasibətlərin formasının aydınlaşdırılması çox vacib və aktuallığı ilə seçilən məsələlərdəndir ki, təqdim olunan işin də məqsədi bu istiqamətdə olan problemlərin həllinə yönəlməsi məqsədəuyğun hesab edilmişdir.

MATERİAL VƏ METODLAR

Bu məqsədlə tərəfimizdən müxtəlif yerlərdə (təbii və süni meşələrdə, bağlarda, çöllərdə, otlaqlarda və AMEA-nın Mərkəzi Nəbatat bağında) yabanı halda bitən, eləcə də mədəniləşdirilən dərman

bitkilərindən nümunələr götürülmüş və ilk olaraq göbələklərin növ tərkibinə görə analiz edilmişdir.

Nümunələrin götürülməsi və analiz üçün hazırlanması mikoloji tədqiqatlarda istifadə edilən məlum metod və yanaşmalara (Методы экспериментальной микологии, 1982), eləcə də bizim əvvəlki işlərimizə (Еюбов и др., 2010, 2011) əsasən həyata keçirilmişdir. Göbələklərin identifikasiyası kultural-morfoloji və fizioloji əlamətlərə əsaslanan təyinedicilərdən (Ellis, 1971; Subramanian, 1971; Мельник, 1977; Пидопличко, 1977 а, б, 1978; Gerlach and Nirenberg, 1982; Kirk et al., 2001; Левитин и Тютерев, 2003), eləcə də CAB-ın baza məlumatlarından və s.-dən istifadə edilməklə həyata keçirilmişdir. (http://www.cbsknaw.nl/databases and www.indexfungorum.org/Names/fungic.asp).

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

İndiyə kimi aparılan tədqiqatlarda Azərbaycan florasına daxil olan 83 növ dərman bitkilərində 104 göbələk növünün yayılması aşkar edilmişdir ki, onların haqqında məlumatlar ümumiləşdirilmiş şəkildə 1-ci cədvəldə verilir. Göründüyü kimi, qeydə alınan göbələklər arasında ən geniş növ tərkibi ilə *Ascochyta*, *Aspergillus*, *Fuzarium*, *Penicillium* və *Septoria* cinsləri xarakterizə olunur ki, onlara xas olan növlərin sayı 7-11 arasında yerləşir. Ümumiyyətlə bu cinslərə aid növlər ümumilikdə dərman bitkilərində qeydə alınan göbələklərin 45,2%-ni təşkil edir. Ümumiyyətlə qeydə alınan mikromisetlərin əksəriyyəti, təxminən 2/3 hissəsi anamorf göbələklərə aidir. Qalan göbələklər isə bazidiomisetlər, askomisetlər və ziqomisetlərə aiddir.

Dərman bitkilərində qeydə alınan bazidili göbələklərin ksilotroflara aid nümayəndələrinin, yəni makromisetlərin sayı o qədər də çox deyil, belə ki, onlar dərman bitkilərinin mikobiotasında cəmisi 5 cinsə aid 9 növlə təmsil olunurlar. Bunun səbəbi onunla bağlıdır ki, ksilotrof göbələklərə ağaclarda məskunlaşa bilirlər və Azərbaycan florasına daxil olan dərman bitkilərindən cəmi 122 növü ağacdır. Tədqiqatların gedişində isə onların yalnız 10 növündən nümunə götürülmüşdür.

Məlumdur ki, dərman bitkilərinin əksəriyyəti, yəni 77%-i xalq təbabətində istifadə edilir və onların istifadə forması bu və ya digər bitkinin qurudulmuş halda olan vegetativ və ya generativ orqanlarından istifadə edilir. Bu prosesin, yəni dərman bitkilərinin tədarükü və istifadəyə hazır formaya gətirilməsi açıq sistemdə baş verir ki, bu da orada müxtəlif göbələklərin məskunlaşmasına səbəb olur. Digər tərəfdən, göbələk hüceyrəsində baş verən lizis prosesi nəticəsində onların metabolitləri, o cümlədən mikotoksinləridə dərman bitkilərinə keçir ki, onların bir çoxu insan sağlamlığı üçün çox təhlükəlidir. Bu baxımdan tədqiqatların gedişində dərman bitkilərində yayılan göbələklərin toksigenliyinə və allergenliyinə görə xarakterizə edilməsi maraq doğurur. Müəyyən olunmuşdur ki, qeydə alınan növlərin içərisində həm şərti patogen (opportunist), həm toksigen, həm allergen göbələklər kifayət qədərdir. Təhlükəli cəhətlərdən biri də odur ki, bu göbələklər həm dərman bitkilərinin böyüməsi prosesində, həm də onlardan istifadə üçün alınan quru kütlədə müşahidə olunurlar və nisbətən yüksək rastgəlmə tezliyi ilə xarakterizə olunurlar. Məsələn, insan sağlamlığı üçün ciddi təhlükə mənbəyi olan mikotoksinləri sintez etmə qabiliyyətinə malik olan *Aspergillus flavus* Lk., *A.fumigatus* Fres., *A.ochraceus* Wilhelm., *Fusarium oxysporum* Schlecht., *F.moniliforme* Sheldon, *Penicillium cyclopium* Westling və s. kimi göbələklərin tədqiq edilən nümunələr üzrə rastgəlmə tezliyi 8,6-35,4% arasında yerləşir.

Dərman bitkilərində yayılması qeydə alınan göbələklər arasında fitopatogenlərdə az deyil ki, onlarında ən geniş yayılmış cinslərinin xarakteristikası ümumi şəkildə aşağıda verilir.

Septoria cnsinə aid olan göbələklər bitkilərdə müxtəlif patologiyalar törədirlər ki, bunları da ümumi şəkildə ləkəlik xəstəliyi adlandırırlar. Bu cinsin nümayəndələri Azərbaycanda da geniş yayılıb və müxtəlif bitkilərdə analoji patologiyalar törədir. Aparılan tədqiqatlarda dərman bitkilərində Septoria cinsinin 11 növünün yayılması aşkar edilmişdir ki, onlarında yayılması qeydə alınan bitki növlərinin sayı 20 olmuşdur. Qeydə alınan növlərin əksəriyyəti (8 növ) əsasən konkret sahib-bitkidə məskunlaşa bilir. Məsələn, *S.iridis* C.Massal yalnız süsəndə (*Iris germanica*), S.primulae Buckn. novruzgülündə (*Primule heterochroma* Stapf.), *S.violae* Rabenh. isə yalnız bənövşədə (*Viola arvensis* Murr.) məskunlaşa bilir. Septoria cinsinin sahib bitki siyahısı bir qədər geniş olan növləridə var, lakin tədqiqatların gedişində Azərbaycanın dərman bitkilərində belə növlərin sayı 3 olmuşdur ki, onlarında hər biri 3-5 bitki növündə məskunlaşa bilir. Maraqlıdır ki, *Septoria* cinsinin yayılması qeydə alınan növlərin 5-i (*S.brunneoola* (Fr.) Niessi, *S.gentianae* Thuem., *S.iridis*, *S.primulae*, *S.violae*) Azərbaycan şəraitində ilk dəfədir ki, müşahidə olunur. *Phyllosticta* cinsinə aid göbələk növləri əsasən bitkilərin filloplanında məskunlaşırlar ki, tədqiqatların gedişində müəyyən olunmuşdur ki, onların rast gəlindiyi bitkilər isə 4 cinsə 7 növə aiddir.

Bu cinsin nümayəndələridə ləkəlik xəstəliyi törədirlər. Məsələn, *Ph.polemonii* A.A.Sm. qızılgüldə (*Rosa* L.), *Ph.sophorae* Ellis et Everh. soforada (*Sophora fl*avescens) qeyd edilən xəstəliyi törədir. *Phyllosticta* cinsinin sahib bitkilərə münasibəti də bir qədər məhduddur, yəni qeydə alınan növlərin əksəriyyətinin (5 növ) yalnız bir bitki növündə yayılması aşkar edilmişdir.

Cədvəl 1. Dərman bitkilərində rast gəlinən göbələklər və onların sahib bitkilərinin ümumi xarakteristikası

Sıra №	Cins	Növlərin sayı	Sahib bitkinin cins tərkibi
	Acremonium	1	*Rosa*
1	*Alternaria*	5	*Artemisia, Calendula, Crataegus, Daucus, Iris, Olea, Pyrethrum, Sorbus, Viburnum, Zea*
2	*Ascochyta*	8	*Aconitum, Crataegus, Laurus, Primula, Rumex, Sorbus, Valeriana, Verbascum*
3	*Aspergillus*	10	*Crataegus, Glycyrrhiza, Paeonia, Pyrethrum Sorbus, Rumex*
4	*Botrytis*	1	*Artemisia, Crataegus, Heliantus, Iris, Paeonia, Rosa, Viola*
5	*Cersospora*	1	*Paeonia,*
6	*Cladosporium*	4	*Iris, Paeonia, Rosa, Sorbus*
7	*Colletotrichum*	3	*Viola*
8	*Fomes*	1	*Tilia, Salix, Quercus*
9	*Fomitopsis*	2	*Ficus, Sophora, Tilia, Quercus*
10	*Fumago*	1	*Sorbus*
11	*Fuzarium*	7	*Crataegus, Olea, Pyrethrum, Zea*
12	*Inonotus*	1	*Morus, Sophora*
13	*Ganoderma*	2	*Tilia, Pterocarya, Quercus*
14	*Marssonina*	1	*Rosa*
15	*Monilia*	1	*Berberis, Crataegus, Sorbus*
16	*Mucor*	5	*Artemisia Crataegus Glycyrrhiza Sorbus*
17	*Pencillium*	11	*Crataegus, Paeonia, Pyrethrum*
18	*Phoma*	3	*Berberis*
19	*Phyllosticta*	6	*Crataegus, Rosa, Sophora,Verbascum*
20	*Phomopsis*	1	*Berberis*
21	*Ramularia*	4	*Sorbus*
22	*Rhizopus*	1	*Paeonia*
23	*Rhizoctina*	1	*Heliantus, Zea*
24	*Septoria*	11	*Aconitum, İris, Valeriana, Crataegus, Convolvulus, Paeonia, Polygonum, Pyrethrum, Sorbus, Primula, Tanasetum, Valeriana, Veronica, Viola*
25	*Stemphylium*	2	*Ficus, Heliantus*
26	*Sclerotium*	1	*Crataegus*
27	*Trametes*	3	*Hippophae, Tilia, Sophora, Pterocarya*
28	*Trichoderma*	3	*Crataegus*
29	*Trichotecium*	1	*Rosa*
30	*Verticillium*	2	*Heliantus, Olea*

Alternaria cinsinə aid növlərində bitkilərdə törətdiyi xəstəlik ləkəlik adlanır ki, onlarında arasında ən geniş yayılanı və daha geniş spektrli sahib bitki siyahısına malik olanı *A.alternata* (Fr.:Fr.) Keyssl., eləcə də *A.tenuissima* (Kunze: FR.) Wiltshire hesab edilə bilər. Beləki, birincinin sahib bitki siyahısına 9, ikincininkinə isə 7 bitki cinsinin adı daxildir. Süsəndə rast gəlinən *A.iridicola* (Ellis et Everh.) J.A.Elliot və gülünbaharda rast gəlinən *A.calendulae* Ondrej 1%-dən az rastgəlmə tezliyi ilə xarakterizə olunsalar da, onların Azərbaycan şəraitində yayılmasının qeydə alınması ilk dəfədir.

Ascochyta cinsinə aid göbələklərin substrat siyahısı da genişdir və onların sahib-bitkilərdə əmələ gətirdikləri xəstəlik askoxitoz adlanır. Məsələn, *A.patogonica* Speg. kəpənəkçiçəkdə (*Aconitum nasutum* Fisch.), *A.verbasci* Sacc. Et Speg. sığırquyruğda (*Verbascum thapsus* L.) analoji patologiya törədir. Bu cinsin nümayəndələri ümumiyyətlə Azərbaycanda geniş yayılıblar, buna baxmayaraq tədqiqatların gedişində novruzgülündə aşkar edilən *A.primulae* Trail, pişikotunda (*Valeriana officinalis* L.) qeydə alınan *A.valerianae* A.L.Sm. et Ramsb. Azərbaycan mikobiotası üçün yenidir.

Anamorf göbələklərin sahib bitki cinsləri üzrə paylanmasının analiz edilməsi nəticəsində aydın oldu ki, *Crataegus* və *Sorbus* cinslərinin mikobiotası növ tərkibinə görə daha zəngindir, beləki, tədqiqatların gedişində onlarda anamorf göbələklərin müvafiq olaraq 34 və 31 növünün yayılması aşkar edilmişdir.

Beləliklə, aparılan tədqiqatlar Azərbaycan florasına daxil olan dərman bitkilərində yayılması qeydə alınan anamorf göbələklər haqqında təsəvvürləri genişləndirməklə yanaşı, Azərbaycan təbiətinə xas mikobiotasna aid edilən xeyli növün yayılmasını da aşkar etdi.

ƏDƏBIYYAT

Ellis M.B. (1971) Dematiaceous Hyphomycetes. C.M.J.: Kew: 608 p.

Gerlach W., Nirenberg H. (1982) The genus *Fuzarium* – a pictorial atlas. Berlin, Hamburg: 123 p.

Kirk P.M. et al. (2001) Ainsworth and Bisby's Dictionary of the fungi. (P.M. Kirk et al., eds.) 9th edd. CAB International: 655 p.

Mehdiyeva N.P. (2011) Azərbaycanın dərman florasının biomüxtəlifliyi. Letterpres, Bakı: 188 s.

Qurbanov E.M. (2009) Dərman bitkiləri. Bakı Universiteti, Bakı: 360 s.

Subramanian C.V. (1971) Hyphomycetes. New Delhi, Icar: 930 p.

Дамиров И.А., Прилипко Л.И., Шукюров Д.З., Керимов Ю.Б. (1988) Лекарственные растения Азербайджана. Маариф, Баку: 319 с.

Еюбов Б.Б., Меджнунова А.А., Керимов З.М., Гаджиева Н.Ш., Гахраманова Ф.Х., Рзаева А.А. (2010) Микобиота растительных мате-риалов, используемых для различных целей в условиях Азербайджана. Вестник МГОУ (серия естественные науки) **4:** 55-57.

Левитин М.М., Тютерев С.Л. (2003) Система наблюдений за развитием болезней. Защита и карантин растений **11:** 81-83.

Мельник В.Н. (1977) Определитель грибов рода *Ascochyta*. Л., Наука: 89-90.

Методы экспериментальной микологии (1982) (под. ред. Билай В.И.) Киев, Наукова думка: 500 с.

Пидопличко Н.М. (1977 а) Грибы-паразиты культурных растений. Определитель. Киев, Наукова думка **1:** 160 с.

Пидопличко Н.М. (1977 б) Грибы-паразиты культурных растений. Определитель. Киев, Наукова думка: **2:** 299 с.

Пидопличко Н.М. (1978) Грибы-паразиты культ. раст. Определитель. Киев, Наукова думка **3:** 175 с.

Хохряков М.К., Доброзракова Т.Л., Степанов К.М., Летова М.Ф. (2003) Определитель болезней растений. СПб., Лань: 592 с.

Эюбов Б.Б., Гаджиева Н.Ш., Гахраманова Ф.Х., Меджнунова А.А. (2011) Общая характеристика микромицетов, вызывающих болезни сельско-хозяйственных культур, возделываемых в условиях Азербайджана. Вестник МГОУ (серия естественные науки) **2:** 106-108.

П.З. Мурадов, Н.Ш. Гаджиева, Н.Н. Мустафазаде, И.А. Алиев, Ф.Х. Гахраманова

Общая Характеристика Анаморфных Грибов Лекарственных Растений Флоры Азербайджана

В результате проведённых исследований была изучена микобиота лекарственных растений, входящих во флору Азербайджана и было определено, что во взятых образцах 83 видов растений было распространено 117 видов грибов. Из отмеченных грибов 2/3 относились к анаморфным грибам, а остальные к базидиомицетам, аскомицетам и зигомицетам. Среди грибов, распространение которых отмечено в лекарственных растениях были определены и фитопатогены, и токсигены, и аллергенные грибы.

P.Z. Muradov, N.Sh. Hajiyev, N.N. Mustafazade, I.A. Aliyev, F.Kh. Ghahramanova

The General Characteristic of the Anamorphic Fungi of Medicinal Plants of the Flora of Azerbaijan

As a result of the researches micobiota of medicinal plants of the Azerbaijan flora has been studied and it was identified 117 fungi species in sampled 83 plant species. 2/3 of identified fungi belongs to anamorphic fungi, and others to basidiomycetes, ascomycetes and zigomycetes. Among these fungi found in medicinal plants phytopathogenic, toxigenic and allergenic fungi were determined.

Müqəddəs Hind Xiyarının (*Momordica charantia* L.) Abşeronda İntroduksiyası

A.D. Mehralıyev
AMEA-nın Mərkəzi Nəbatat Bağı, Badamdar şossesi, 40, Bakı AZ1073, Azərbaycan,
E-mail: sevff@mail.ru

İlk dəfə Abşerona həvəskar tərəvəzçilər tərəfindən gətirilərək introduksiya olunmuş və 2008-ci ildən Mərkəzi Nəbatat Bağında Hind xiyarı adı ilə becərilməyə başlamış *Momordica charantia* L. növünün morfoloji əlamətləri, bioloji xüsusiyyətləri, fenologiyası və aqrotexnikası verilmişdir.

Açar sözlər: *Hind xiyarı, Momordica charantia, introduksiya, morfoloji əlamətlər*

GİRİŞ

Abşeron florasının yeni bitki növləri ilə zənginləşdirilməsi, xüsusilə dekorativ bağçılıqda ekzotik bitkilərin introduksiyası həmişə olduğu kimi, müasir dövrdə də öz aktuallığını saxlayır. Bu baxımdan bəzək-bağçılıqda xüsusi diqqət çəkən, öz ekzotik görkəmi ilə seçilən, xüsusilə meyvələrinin yetişib-açılma dövründə daha da baxımlı olan və eyvanların, söhbətkeşlərin, pəncərələrin və s. şaquli yaşıllaşdırılmasında müvəffəqiyyətlə istifadə olunan bitkilərdən biri də momordikadır (*Momordica charantia* L.).

Hazirda Rusiya ərazisində, Gürcüstanda bu bitki hind xiyarı, hind narı, çin aci qabağı və s. adı ilə becərilir.

MATERİAL VƏ METODLAR

Müqəddəs hind xiyarının (*Momordica charantia* L.) toxumları ilk dəfə 2008-ci ildə Gürcüstanlı həvəskar tərəvəzçilərdən toxum mübadiləsi vasitəsilə əldə edilərək, Mərkəzi Nəbatat Bağına introduksiya edilmişdir.

Tədqiqatın metodikası olaraq, ilk cücərtilərin və əsas zoğun inkişaf dinamikası İ.T.Vasilçenkonun (1960), A.A.Molçanovun və V.V.Smirnovun (1967) təklif etdikləri metodika əsas götürülmüşdür: təcrübələr növün 3 nümayəndəsi üzərində aparılmaqla ölçmələr hər ayın son günündə yerinə yetirilmişdir.

Tədqiq etdiyimiz növün toxumla çoxaldılması M.K.Firsovaya əsasən aparılmışdır (Фирсова, 1955). Növ uzərində fenoloji müşahidələrin tədqiqi Rusiya Baş Nəbatat Bağının hazırladığı metodika əsasında aparılmışdır (Александрова и др., 1975). Tədqiqat zamanı aşağıdakı fenoloji müşahidələr qeyd olunmuşdur: səpin vaxtı, ləpə yarpaqların əmələ gəlməsi, ilk həqiqi yarpaqların əmələ gəlməsi, çiçəkləmə, meyvəvermə, meyvələrin tam yetişməsi, məhsulun sonu, vegetasiyanın sonu. Qeyd olunmalıdır ki, hər iki şəraitdə və bütün variantlarda toxumlar 3 sm dərinliyə basdırılmaqla yuva üsulu ilə və hər yuvaya 3 ədəd toxum səpilməklə əkilmişdir.

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

Momordika (*Momordica* L.) Qabaqçiçəklilər (*Cucurbitaceae*) fəsiləsinə aiddir. Asiya, Afrika və Avstraliyada 40-dan çox növü yayılmışdır. Həmin növlər içərisində öz dekorativliyi ilə seçilən və becərilmə arealı nisbətən geniş olan növlərindən biri momordika xarantiadır (*Momordica charantia* L.) (Ширяева, 2006).

Vətəni Hindistan hesab edilən bu növ birillik ot tipli sarmaşan bitki olub, 5,5 m qədər uzana bilir.

Gövdəsi 4 tilli, kobud, xırda tükcüklü və çox elastikdir. Yarpaqları 5-7 dilimli – barmaqvari, üstdən zümrüdü-yaşıl, alt tərəfdən isə açıq-yaşıl rənglidir. Zoğ üzərində hər 5-7 sm-dən bir buğumlar, hər buğumda isə bir tərəfdə yarpaq, qarşı tərəfdə isə 25 sm-ə qədər uzunluqda olan bığcıqlar formalaşır. Yarpaq və bığcıqların səthi zəif-tükcüklüdür. Bitki bığcıqları vasitəsilə hər hansı dayağa dolanaraq inkişaf edir. Hər yarpaq qoltuğundan parlaq-sarı rəngli orta irilikdə çiçəklər əmələ gəlir. Çiçəkləri ətirlidir. Bitki birevli, çiçəklər isə bircinslidir. Əvvəlcə erkək çiçəklər, sonra isə dişi çiçəklər formalaşır.

Meyvəsi uzunsov, ellipsvari, uzunluğu 15-25 sm, diametri 3-5 sm-dir. Əvvəlcə yaşıl, yetişdikdə isə qızılı-sarı rənglidir, açılandır. Meyvə yetişdiyi və açıldığı dövrdə bitki daha dekorativ görünür. Meyvələrin səthi qabarlıdır. Toxumlar yastı-uzunsov, qonur rəngli olub, səthi qırmızı rəngli şirintəhər şirəli lət hissə ilə əhatə olunmuşdur. Lət hissə yeyiləndir. Bir meyvədə 10-25 ədəd toxum olur. Meyvələr tam yetişdikdə partlayıb üç hissəyə bölünür və içərisindəki qırmızı yanlıqlı toxumlar aydın görünür (Şək. 1).



Şək. 1. Müqəddəs hind xiyarının yetişmiş meyvəsi və toxumları.

Bitki bütün vegetasiya müddəti həm inkişaf edib böyüyür, həm də çiçəkləyib meyvə əmələ gətirir. Eyni vaxtda kol üzərində həm çiçək, həm yetişməmiş və ya yarıyetişmiş meyvə, həm də tam yetişib açılmış meyvələr müşahidə edilir. Ona görə də bitki bütün vegetasiya boyu çox dekorativ görkəmdə olur ki, onun belə xüsusiyəti bəzək - bağçılıq üçün böyük əhəmiyyət kəsb edir (Şək. 2).



Şək. 2. İstixana şəraitində becərilən müqəddəs hind xiyarı.

Hind xiyarının toxumları tərəfimizdən ilk dəfə 2008-ci ildə həm istixana, həm də açıq şəraitdə 3 variantda (təkrarda) səpilmiş və əsas zoğunun böyümə dinamikası öyrənilmişdir (Cədvəl 1 və 2). Eyni zamanda bitki üzərində fenoloji müşahidələr (Cədvəl 3) aparılmışdır.

1 və 2 saylı cədvəllərin müqayisəli təhlilindən məlum olur ki, may ayında havanın temperaturunun nisbətən aşağı olduğu bir dövrdə, çöl şəraitində bitkinin əsas zoğu torpaq qidasından asılı olaraq 5-15 sm uzandığı halda, bu rəqəm istixana şəraitində 100-150 sm təşkil etmişdir. Ümumiyyətlə isə gündəlik müşahidələrimiz göstərdi ki, havanın temperaturu 20º-dən aşağı olduqda hind xiyarında böyümə dayanır.

1 və 2 saylı cədvəllərin təhlilindən həm də məlum olur ki, hind xiyarı qida maddələrinə çox tələbkardır. Belə ki, vegetasiyanin sonunda istixana şəraitində adi torpaqda bitkinin əsas zoğunun uzunluğu 298 sm olduğu halda, peyin və gübrə qarışdırılmış qidalı torpaqda bu rəqəm 443 sm, torf qarışığında isə orta hesabla daha yüksək 530 sm olmuşdur. Bitkinin çöl şəraitində əsas zoğunun inkişafı nisbətən zəif olur, yəni vegetasiyanın sonunda bu rəqəm adi torpaq şəraitində 80 sm, qidalı torpaqda 409 sm, torfda isə 468 sm olmuşdur. Bunu da onunla əlaqədar edirik ki, istixana şəraitində, bitki güclü küləklərdən heç bir əziyyət çəkmədiyi halda çöl şəraitində belə küləklər bitkinin inkişafına xeyli dərəcədə mənfi təsir edir.

Hind xiyarının əsas zoğunun istixana və çöl şəraitində böyümə dinamikasının tədqiqi, həmçinin fenoloji müşahidələr nəticəsində məlum olmuşdur ki, bitki işıqsevəndir. Yarımkölgə şəraitində becərilən nümunələr vegetasiya dövründə çox az çiçəkləyir, əksinə bitkinin becərildiyi ərazi nə qədər günəşli olsa onun böyüməsi, çiçəkləmə faizi və meyvə əmələgətirmə əmsalı daha sürətli və artıq olur. Bitki üzərində fenoloji müşahidələr zamanı həm də məlum olmuşdur ki, əlverişli torpaq-iqlim şəratində və yemləmə gübrələrinin mütamadi tətbiqi nəticəsində kollar ilk şaxtalar düşənə qədər bol çiçəkləyib meyvə əmələ gətirirlər. Hind xiyarının Abşeron şəraitində fenoloji müşahidəsinin tədqiqi nəticəsində məlum oldu ki, o istiliyə çox tələbkardır. Belə ki, bitkinin toxumları torpağın temperaturu 18-20º-yə qalxdıqda cücərməyə başlayır. Bu temperatur norması Abşeronda ancaq aprel ayının 3-cü ongünlüyü və may ayının əvvəllərinə təsadüf edir.

Cədvəl 3-ün təhlili göstərir ki, hind xiyarının çiçəkləməsi ayrı-ayrı illərdə may ayının 3-cü ongünlüyündən başlayaraq, noyabr ayının ortalarına qədər, yəni, təxminən 150 günə qədər davam edir. Meyvələrin əmələ gəlməsi isə iyun ayının 1-ci ongünlüyündən başlayıb noyabrın 2-ci ongünlüyünə, yəni 120 günə qədər davam edir. Eyni zamanda fenoloji müşahidələr nəticəsində məlum olmuşdur ki, Abşeron şəraitində hind xiyarının vegetasiya dövrü uzunluğu 180 günə qədərdir.

Cədvəl 1. Müqəddəs hind xiyarının əsas zoğunun istixana şəraitində böyümə dinamikası, sm-lə (2009-cu il)

Variantlar / Aylar	adi torpaq	qidalı torpaq (qum, meşə torpağı, yanmış peyin1:1:1)	torf
aprel	10,0±3,0	18±4,0	50,0±3,5
may	100,0±4,0	120,0±5,0	150,0±4,0
ümumi	110,0±4,0	138,0±5,0	200,0±4,0
iyun	80,0±3,0	90,0±4,0	100,0±2,0
ümumi	190,0±3,0	228,0±4,0	300,0±2,0
iyul	50,0±2,0	70,0±3,0	80,0±3,0
ümumi	240,0±2,0	298,0±3,0	38,0±3,0
avqust	30,0±3,5	60,0±3,0	70,0±5,0
ümumi	270,0±3,5	358,0±3,0	450,0±5,0
sentyabr	20,0±3,0	60,0±2,0	50,0±3,0
ümumi	290,0±3,0	418,0±2,0	500,0±3,0
oktyabr	8,0±1,5	25,0±2,0	30,0±2,0
ümumi	298,0±1,5	443,0±2,0	530,0±2,0
yekun	298,0±2,0	443,0±3,0	530,0±3,0

Cədvəl 2. Müqəddəs hind xiyarının əsas zoğunun çöl şəraitində böyümə dinamikası, sm-lə (2009-cu il)

Variantlar / Aylar	adi torpaq	qidalı torpaq (qum, meşə torpağı,yanmış peyin1:1:1)	torf
may	12,0±1,0	80,0±1,5	90,0±1,0
iyun	15,0±0,5	85,0±1,0	105,0±1,0
ümumi	27,0±0,5	165,0±1,0	195,0±1,0
iyul	20,0±0,5	90,0±1,0	107,0±0,5
ümumi	47,0±0,5	255,0±1,0	302,0±0,5
avqust	18,0±1,0	87,0±0,5	98,0±1,0
ümumi	65,0±1,0	342,0±0,5	400,0±1,0
sentyabr	16,0±1,5	55,0±1,0	55,0±1,0
ümumi	81,0±1,5	397,0±1,0	455,0±1,0
oktyabr	5,0±1,0	12,0±1,0	13,0±1,5
ümumi	86,0±1,0	409,0±1,0	468,0±1,5
yekun	86,0±0,5	409,0±1,0	468,0±1,5

Cədvəl 3. Hind xiyarının Abşeronda açıq şəraitdə fenologiyası

İllər	Səpin vaxtı	Ləpə yarpaqarın əmələ gəlməsi	İlk həqiqi yarpağın əmələ gəlməsi	Çiçəkləmə		Meyvə vermə		Meyvələr tam yetişməsi	Məhsulun sonu	Vegetasiyanın sonu	Vegetasiyanin uzunluğu
				Baş.	sonu	Baş.	sonu				
2008	25.IV	02.V	09.V	25.V	15.XI	05.VI	10.XI	30.VI	25.XI	30.XI	189
2009	25.IV	01.V	08.V	22.V	11.XI	02.VI	08.XI	25.VI	22.XI	26.XI	180
2010	25.IV	03.V	09.V	03.Vİ	18.XI	25.VI	10.XI	20.VII	27.XI	29.XI	180

Nəhayət, *Momordica charantia* L. növünün Abşeronda introduksiyası aşağıdakı nəticələrə gəlməyə əsas verir:

1. Növ Abşeronda yalnız qidalı torpaq mühitində və bol suvarma şəraitində müvəffəqiyyətlə becərilir.
2. İstiliyə və işığa çox tələbkardır, kölgə və yarımkölgə şəraitində çiçəkləmir.
3. Çox intensiv böyümə qabiliyyətinə malik olduğundan, becərildiyi səthi az vaxtda yaşıl kütlə ilə örtə bilir.
4. İlk soyuqlar düşənə qədər çiçəkləyib meyvə əmələ gətirdiyindən bütün vegetasiya ərzində, yəni 150 günə qədər bitki dekorativ görkəmdə olur ki, bu da bəzək – bağçılıqda böyük əhəmiyyət kəsb edən amillərdən biri hesab olunur.

ƏDƏBİYYAT

Александрова Н.С., Булыгин Н.Е., Ворошилов В.Р. и др. (1975) Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: ГБС АН СССР: 28 с.

Васильченко И.Т. (1960) Всходы деревьев и кустарников. Определитель. М.: АН СССР: 301 с.

Молчанов А.А., Смирнов Б.В. (1967) Методики изучения природных древесных растений. М., Наука: 99 с.

Фирсова М.К. (1955) Методы исследования и оценки качества семян. М., Сельхозгиз: 375 с.

Ширяева С. (2006) «Экзотический овощ – момордика». Сад и огород **8:** 14-15

А.Д. Мехралыев

Momordica charantia L. и его интродукция на Апшероне

Успешно выращиваемый на Апшероне только в условиях почвенной питательной среды и обильного полива, этот вид очень требовательный к теплу и свету, в тенистых и полутенистых условиях не цветет. Одновременно, имея очень интенсивный рост, способен в очень короткий срок покрыть возделываемую поверхность зеленной массой. Образовавшиеся до наступления первых холодов после цветения плоды в течение всего вегетационного периода, почти до 150 дней, придают растению декоративный вид, а это один из главных факторов в садово-парковых насаждениях.

A.D. Mehraliyev

Momordica charantia L. and its Introduction in Absheron

At last, species of *Momordica charantia* L. allows coming to the following results introduction in the Absheron: The species is very pretender to only in the environment of nutritious land and condition of the rich water successfully to the warmth and light in the Absheron, does not blossom in the condition shade and half hade, to have ability for very intensive growth, in little time can cover cultivating surface with green mass. Till the first cold falls, during all vegetation, that is about 150 days because fruit formed having blossomed, plant is in the decorative appearance and this is considered one of the factors to assume great importance in the decoration and gardening.

Etikadan Bioetikaya Doğru Yol: Yeni Düşüncə Tərzinə, Mərhəmətə və Xeyrxahlığa Çağırış

M.T. Abbasova, Ş.M. Hacıyev*, T.M. Ağayev
AMEA-nın A.İ. Qarayev adına Fiziologiya İnstitutu, Şərifzadə küç. 2, Bakı, AZ 1100,
**E-mail: azinphys@science.az*

İşin məqsədi antik dövrdən müasirliyə qədər fəlsəfədə və ictimai fikirdə etik baxışların təkamülü və əsas qayəsi. vahid elm sistemində etikanın yeri və əlaqələri, böyük mütəfəkkirlərin insanlarda və cəmiyyətdə görmək istədikləri əxlaqi-mənəvi dəyərlər, etik əsaslar üzərində bioetikanın meydana gəlməsini şərtləndirən səbəblər, bu yeni elmi-praktik sintezin mahiyyəti və inkişafı haqqında bilgiləri, nəzər-diqqətə çatdırmaqdır. Məqalədə bioetik konversiyasının müasir cəmiyyət üçün əhəmiyyəti, xeyrxahlıq və mərhəmət ideologiyasının hər bir kəs üçün vacibliyi, təcrübi biologiya və biotibb sahəsində aparılan və heyrət doğuran fundamental tədqiqatlarda bioetik prinsip və normaların gözlənilməsinin zəruriliyi məsələləri ön planda qoyulub.

Fəlsəfədə əxlaq, etika təlimlərinin ilk yaradıcıları antik dövrün böyük mütəfəkirləri – Qərbdə Sokrat, Hippokrat və Aristotel, Şərqdə isə Li Er, Konfusi və Budda sayılır (Иванов, 1988). Sokrat insan əxlaqı və mənəviyatı haqqında öz müdrik baxışları ilə tarixə düşüb. O, insanları, xüsusilə də cavanları kobud ehtiraslardan və şər əməllərdən qaçmağa, ədaləti, mərifəti, müdrikliyi, mərhəmət və xeyrxahlığı üstün tutmağa, qanuna pərəstişliyi və vətəndaşlıq borcunu layiqincə yerinə yetirməyə çağıran ilk böyük moralist, öndər əxlaq nəzəriyyəçisi olub. Sokratdan bu yana qədim yunanlar arasında böyük təbib Hippokratın adı da çox məşhur idi. Hippokrat tibb tarixində təbibliyin ilk etik kodeksi yaradıb. "Hippokratın andı" kimi şöhrət tapan bu tibbi kodeks müasir dövrdə də həkimlər üçün nümunəvi olan çox ciddi tezislər irəli sürmüşdü (Орлов, 2005).

Aristotel fəlsəfədə elmi etika qolunun əsl yaradıcılarından olub. O böyük filosof və universal mütəfəkkir kimi məşhurlaşanda etika haqqında düşüncələrini nəsilli təbiblər ailəsindən çıxmış və Makedoniya şahı yanında saray həkimi olmuş atası Nikomaxa həsr etdiyi "Nikomaxın etikası", adlı əsərində habelə "Böyük etika", "Evdemin etikası" traktatlarında əks etdirib. Aristotel etikanı mücərrəd bir formada təsvir etmirdi, onu cəmiyyət və insanlar xüsusilə də ağıl və kamala çatan insanlar, üçün gərəkli olan həyatı təlim, həkimlik peşəsi, xeyrxahlıqlar kodeksi ilə sıxı bağlı olan, əməli hərəkət və fəaliyyət üçün zəruri hesab edilən fundamental, məfkurəvi insan davranışını idarə edən qayda və qanunlar məcəlləsi kimi qələmə verirdi (Богомолов, 1985).

Sonrakı dövrlərdə elmlərin təsnifatlarını yaradan filosof və alimlər etikanı o vaxtlarda inkişaf edən və dəbdə olan əsas fənnlər sırasında yerləşdirirdi. Məsələn, filosof Gassendi məntiq və fizikadan sonra elmin klassifikasiyasına etikanı salmışdı. Kantın fəlsəfəsində etika xüsusi yer alır və onu çox yüksəyə qaldırır. Hegel elmləri məntiq, təbiətin fəlsəfəsi və ruhun fəlsəfəsi kimi bölmələrə ayırır, etikanı axırıncının onun tərkibinə daxil idi və mənəviyyat konsepsiyasını inkişaf etdirir (Гусейнов, 1985).

Elmlər sistemində etik biliklərin, yəni inkişafı və xüsusi əhəmiyyəti nəzəri və praktik, eləcə də ideoloji baxımından həm klassik, həm də müasir humanitar ədəbiyyatda geniş surətdə araşdırılıb, bəziləri etikanı-əxlaq haqqında elm-fəlsəfənin humanistik dəyər problematikası səviyyəsinə qaldırır, mənəvi münasibətləri öyrənən xüsusi ictimai şüur növü kimi xarakterizə edir. Cəmiyyətdə əxlaq insanın ən güclü fərdi və ictimai qüvvələrindən, ən dəyərli sosial keyfiyyətlərindən (xassələrindən) biri olduğu əksər etiklər üçün şübhəsiz və təkzib olunmaz idi. Etikada insanın insana münasibəti əsas predmet sayılırdı və belə düşünənlər indi az deyil. Onu da qeyd edirdilər ki, etik biliklərə sahib olmaq və həyatda onlardan bəhrələnmək bəşər tarixinin bu və ya digər dövründə əxlaqın keyfiyyət durumu-etik biliklərin obyektiv aspekti ilə müəyyənləşir. Əxlaqın tarixi inkişafı kimi, bir tərəfdən insan fərdlərinin bir-birilə içtimai bağlılığı digər tərəfdən onların fərdiliyi və şəxsiyyəti fonologiyası ilə qırılmaz əlaqədə görənlər də olub. Antik yunan fəlsəfəsinə qayıdanda görmək olar ki, o dövrdə idrak insandan daha çox təbiətə yönəlmişdi və onu yad bir aləm kimi deyil insan ilə həmahəng əlaqədə olan bir aləm kimi qəbul edilir, təbiəti, dünyanı dərk etmək insanı dərk etmək qədər əhəmiyyətli görünürdü. Sokratın "Özün özünü dərk et!" – kəlamı, Heraklitin "İnsan təbiətlə birgə olmalıdır" – kəlamı ilə necə də məntiqi bağlıdır.

İnsanın həyat tərzi (və ya insanın fərdiliyinin və ictimai mahiyyətinin birliyi) həmişə göstərici-nümunəvi dəyərlərdən biri sayılıb. Hələ Platon

insanı həyat tərzi problemini mənəviyyatın mütləq varlığı problemi kimi şərh etməyə çalışırdı. Onun fikrincə, xeyrxahlıq heç də bir nəfərin məziyyəti deyil, ona bənd olsa da və ya olmasa da, hər kəs ona ya az, ya da çox zülüm verir, bu isə onu seçən adamın günahıdır, burda allah günahsızdır. Həyatda və öləndən sonra da xeyrxahlıq insan üçün ən vacib seçimdir. Platon etikanı elmi predmet səviyyəsində görməsə də, Aristotel etikanı ayrıca elm hesab edib və bu fikir müasir etiklər və elm təsnifatçıları tərəfindən də birmənalı qəbul edilib. Bir sözlə, etikanın fəlsəfi, humanitar, sosial-psixoloji bir anlam kimi inkişafı və təsdiqlənməsi istər keçmiş, istərsə də indiki cəmiyyətlər üçün həyatı bir zərurət idi. Hələ Rim mədəniyyəti dövründə də insani həyat tərzi mənəviyyat problemi hesab olunurdu. Rimlilər mənəvi həyatı şəxsi yaradıcılıq kimi başa düşür və onun hüquqi-inzibati tərəflərini də araşdırıb qanuna salırdılar. Orta əsrlər, xüsusilə də Şərq və Qərb İntibahı dövrləri etik cəryanların rəngarəngliyi və həyatda bərqərar olması tendensiyalarının güclənməsi ilə də xarekterizə olunur. Şərq mədəniyyətində mənəvi-əxlaqi aspektlər əsrlər boyu müdriklərin, mütəfəkkir-filosof və alimlərin, böyük poeziya və nəsr ustadlarının düşüncə və amallarında öz məxsusi yanaşma və təhlil formalarını tapmışdır. Şərqin etika təlimlərində xeyr və şər əxlaqı şüurun bir növ qiymətləndirici-normativ kateqoriyasına çevrilir. Etika və ümumiyyətlə fəlsəfə, eləcə də bədi yaradıcılıq tarixində xeyr və şərin izahatları birmənalı olmayıb, müxtəlif baxışlar (materialist, idealist, dini, naturalist, qedonik,evdomonik, utilitar və s.) mövqeylərdən verilib, əsrdən əsrə, xalqdan xalqa, cəmiyyətdən cəmiyyətə dəyişilib, bir sıra hallarda isə bu interperitasiyalar ziddiyətlərlə dolu olub (Урбаниева, 1988).

Qədim Çində etika təlimləri əsasən Li Er və Konfusi fəlsəfəsindən irəli gəlirdi. Li Er hesab edirdi ki, insanları bilmək və eyni zamanda özünü bilmək, öz qüsurlarını aradan götürməyi bacarmaq lazımdır. Xoşbəxtlik və bədbəxtlik, birincinin ikinciyə çevirilməsi müəyyən şəraitlərdə baş verir, odur ki, insan öz davranışında ölçü və meyar bilməlidir, bu halda xoşbəxtliyin bədbəxtliyə keçməsinin qarşısı alına bilər. Konfusiyə görə hakimiyyətdə ən ləyaqətlilər olmalıdır, hökumətin mənəvi nüfuzu zəruridir, o xalqın etimadını doğurmağı bacarmalıdır, əks təqdirdə dövlət xalqa mənəvi bir dayaq kimi uzun yaşaya bilməz. Əgər insan öz həyatında düzgün prinsiplərə əməl etməsə, ondan müsbət heç nə gözləmək olmaz. İnsan üçün insanpərvərlik, insanlıq, humanistlik böyük mənəvi dəyərlərdir, bu dəyərlər ilk növbədə ata və oğullar, qardaş və bacılar, dostlar, məmurlar və hökmdarlar arasında bərqərar olmalıdır. Özünə arzu etmədiyini başqasına arzu etmə, başqasına zorən təsir etmə, idarəçiliyin güclü elementi nəzakətdir, idarə etmək isə düzgün hərəkət etmək deməkdir (Мусский, 2000).

Şərq etik fikrində Buddanın (Siddxartxa Qaytama) da xüsusi yeri var. Buddizm təliminə görə insanın ruhi, mənəvi həyat qanunu, onun mahiyyəti "dörd əlvan həqiqətdədir" - dünyada əzab var və hər şey əzabdan keçir, əzabı doğuran səbəblər və əzabdan qurtuluş yolları var. Bu həqiqətləri özünə həyat proqramı kimi qəbul edənlər mənəvi ucalığa çatırlar. İnsanın davranış xətti, onun əməlləri, mənəvi xəzinəsi hər kəsə aid olan və hər kəsin başa düşdüyü xeyrxahlıqlardan ibarət olmalıdır. Əsas xeyrxahlıqlar isə Buddaya görə bunlardır: həyatın mənasını dərketmə, yalan mühakimələrdən uzaqlaşma, zorakısızlıq, başqasına xətər yetirməmək, əxlaq sərhədlərini gözləmək, öz idarəsini başqasına diktə etməmək, ehtirasları boğmağı bacarmaq (Мусский, 2000).

Ərəb mədəniyyəti islam dini etikanı çox yüksəyə qaldırır, insanların yaşam tərzinin bir sıra vacib prinsip və qaydalarını irəli sürür və təbliğ edir. Böyük ilahiyyət kitabı olan Quranda verilən 12 etik hökmdə göstərilir: etiqadı pozuq olan fərd və cəmiyyətdən xeyr yoxdur, ata-anaya hörmət və itaət insanı vəzifələrinin başında durur, öz insani haqqını başqaları ilə bölüşməmək ən böyük günahdır və ədalətdən ayrılmaqdır, insan qanını tökmək ən böyük günahdır, insanın həyatı və mədəni səviyyəsi həyat təhlükəsizliyi ilə ölçülür, sərvət və mövqe sahibi olmaq insanı dəyişdirməməlidir, insan ağıl və mühakimə işığıyla hərəkət etməlidir.

Orta əsrlərin Şərq və Qərb, Avropa və Asiya mədəniyyətləri ümumi etika, peşə etikası, xüsusilə də həkimlik etikası ilə bağlı məsələləri yenidən, daha konkret mənada dilə gətirir. İbn-Sina (Abisenna), İbn-Rüşd (Averroes) kimi ümumi bəşəri, tibbi və fəlsəfi ideyaların böyük təmsilçiləri rasionalist-praktik etik prinsipləri və əməllər barədə çox qiymətlə fikirlərlə çıxış edirlər. Böyük alim və təbib İbn-Sinanın "Səfa kitabı", "Göstəriş və məsləhətlər kitabı" və nəhayət "Təbiblik elmin qanunu" kitabı nəinki Yaxın Şərqdə, hətta Mərkəzi Avropada təbibliyə və təbiblik etikasına dair qiymətli əsərlər kimi tanınılır. İbn-Rüşd etikanı, fəlsəfə, din və tibb üçlüyünü birləşdirən konseptual körpü qismində görür. Yaxın Şərq eposlarında, xalq folklyoru və böyük poeziya nümunələrində dərin əxlaqı-mənəvi sifətlər dönə-dönə tərənnüm edilir, böyük insani nəsihətlər verilir, özünü aparma qaydaları göstərilir. Dahi şair və filosofu Nizami Gəncəvinin "Sirlər xəzinəsi", məşhur astronom və filosofu Nəsrəddin Tusinin "Əxlaqı-Nasiri" əsərlərində söylənilən dərin etik fikirlər etik təfəkkürün, əxlaqı-mənəvi dayaqların o dövrlərdə və sonrakı zamanlarda cəmiyyətdə möhkəmlən-

məsinə xidmət göstərmişdir.

Avropada Böyük İntibah dövrü başlanır. Təbiətə, insana və onun tərbiyəsinə baxışlar daha konkret və dəqiq məcralara yönəlir, böyük maarifçi-filosoflar və humanistlər elitası yaranır, Con Lokk, Benedikt Spinoza, Fransua Bolter, Jan Jak Russo, Deni Didro, Ditrix Qolbax, Sen-Simon və başqa bu kimi intibaha gedən Avropa mədəniyyətinin elitar nümayəndələri təbiətlə insan, insanla insan, ailə və cəmiyyət, savadla davranış arasında olan incə və təsirli əlaqələr, onların əxlaqı, etik və estetik tərəfləri barədə pasional, paraqmatik və liberal fikirlərlə çıxış edirlər. Klassik Avropa mədəniyyəti naturalist psixoligizm, relyatirizm, ekzisten-sializm, utilitarizm, əxlaqı sərvətlər nəzəriyyəsi, həyata pərəstiş etikası kimi yeni fəlsəfi-etik yönlü cərəyanlarla üz-üzə gəlir. Bu dövrün böyük simalarından biri olan filosof İmananuil Kantın etika barəsində fikirləri diqqəti daha çox çəkir. İ.Kant "Gözəlliyin və ucalığın duyulması üzərində müşahidələr" (1764), "Mənəviyyatın metafizikasının əsasları" (1785), "Prakтik ağlın tənqidi" (1788), "İnsan təbiətində əzəli şər haqqında" (1792), "Vərdişlərin metafizikası" (1797) kimi əsrlərində etik problemləri üzərində dayanır, onları həll etməyə çalışır. Kant etikasının mərkəzi prinsipi borc və vəzifə anlayışına əsaslanan katerorik imperativdir. İnsan şəxsiyyət kimi təbiət qanunlarından aşağıda durur, xarici aləmin təsiri altındadır, o azad deyil, amma öz dərkedici xarakterinə, fərdiliyinə görə, azaddır və öz praktik ağıl və düşüncə dalınca gedir. Kant əxlaq qanununu belə ifadə edir: "Elə hərəkət et ki, istənilən vaxt iradənin maksimi ümumi qanunvericilik üçün prinsip olsun". Yəni səadətə, zahiri firavanlığa doğru çalışmaq, sevgi və ya simpatiya insanı əxlaqi etmir, yalnız əxlaqı qanuna hörmət, vəzifə və borca sadiklik onu əxlaqlı edir, mənəviləşdirir. İnsan özünü əsl insan kimi aparmaq və öhdəçiliyə daima əməl etmək onun borcudur, vəzifəsidir. İnsan yalnız tərbiyə vasitəsilə insan ola bilər. Tərbiyə onu necə edirsə, o da elə odur. İnsanda çox mühüm keyfiyyət özünün özünə olan borcdur, o əvvəlcə öz sağlamlığı və həyatı qeydinə qalmalıdır. İnsanda çox pis qüsurlar özünə qəsd, sərxoşluq və qarınquluduqdur. Xeyrxahlıqlar isə bunlardır: düzgünlük, vicdan təmizliyi, səmimilik, insaf, ləyaqət.

XVIII-XIX əsrlər fəlsəfədə, sosiologiyada və psixologiyada ümumi baxışlardan konkret məsələlərə keçid daha böyük vüsət alır, elmin şaxələnməsi sürətlənir, təbiət elmləri misli görünməmiş nailiyyətlər qazanır, canlı təbiətin sirlərinin dərk edilməsində yeni mərhələ başlanır. Bir sıra etik baxışlar buna komplimentar olaraq uyğunlaşdırılır. Kantdan sonrakı etikada utilitarizmə meyl çox güclənir. Utilieтarizm İ.Bentamin "Əxlaq haqqında elm və ya deontologiya" əsərində (1823) mühüm yer tutur. Utilitar (latıca utilitar - fayda, xeyr deməkdir) təlim faydalılıq prinsipini qabağa çəkir, onu sosial hadisələri və insani əməlləri qiymətləndirmə meyarı kimi qəbul edir. Faydalanmaq, həzz almaq və bu yolla səadətə çatmaq Bentamın etikasında həm də mənəvi, əxlaqı əsas kimi yer alır, "daha çox insanlara daha çox xoşbəxtlik " mənəvi ideal sayılır, fərdi (şəxsi) maraqlar yeganə maraqlar hesab edilir, onları ümumi maraqlardan üstün tutulur. Bu dövrdə etikanı mücərrədlikdən konkretliyə, ümumilikdən xüsusiliyə, praktik həyat çalarlarına salmaq, vahid elm sistemində onun məxsusi yerini təyin etmək, sosial əhəmiyyətini yüksəltmək tendensiyaları güclənir. Etikada əvvəlki mücərrəd fəlsəfi, teoloji, evdomonik və utilitar baxışlar daha obyektiv, insan həyatının və ətraf təbiətin xislətinə müvafiг ola biləcək yeni mühakimələrlə əvəzlənirdi. Böyük filosof Hegel israr edirdi ki, mənəviyyat haqında elm əvvəlcə cəmiyyətdə mənəviyyatın zəruriliyini sübut etməlidir. Hegelə görə, hər cür mənəvi "ideyalar", "hunanizm" barədə gedən söz-söhbətlər dayaz və əxlaqsız tafalogiyadan başqa bir şey deyildir. Sonralar etikada əxlaqı sərvətlər nəzəriyyəsi-aksiologiya – özünə yer alır. Əxlaqı sərvət, əxlaqı nemət nədir? – suala cavab vermək, bu dövrün etik-fəlsəfi, psixoloji, sosioloji və pedoqoji baxışlarda dəbə düşür. Psixoloqlar N.Hartman, A.Meynun, M.Veber və başqaları insanda psixoloji təlabat və rahatlıq (komfort) əxlaqı sərvətin mənbəyi hesab edir. Əxlaqı sərvət həm də bir növ müstəqildir, o şəxsiyyət üçün varlıq norması ola bilər. Aksilogiya belə bir müddəanı müdafiə edirdi ki, insanlar qarşılıqlı əlaqə və münasibətləridə xeyr, ədalət, xoşbəxtlik, şərəf, ləyaqət, səmimiyyət, təvazükarlıq, nəzakət və mərhəmət kimi mənəvi sərvətlərə ehtiyac duyur, ictimai birgə yaşayışda bunlardan istifadə etmək zərurəti qarşınında qalır.

Bu dövrün etikası insanların davranma tərzini, əməl və niyyətlərini tənzimləyə biləcək qaydalar, onlara verilməli hüquqlar, yeni etik kodekslər məsələsinə mühüm əhəmiyyət verir, eyni zamanda fəaliyyət və idarəetmə etikasına dair normativləri işləyib hazırlamağa böyük maraq göstərir. Məsələ beynalxalq, regional, milli, içtimai, siyasi və dövləti qurumlar səviyyəsinə çıxır. BMT-nin bəzi humanitar qurumları (İşgəncələrə Qarşı Komitə, İnsan Hüquqları Komitəsi, Ümumdünya Səhiyyə Təşkilatı), Avropa İnsan Hüquqları Konvensiyası insan haqlarının səmərəli müdafiəsini təmin etməkdən ötrü beynalxalq aktlar hazırlayır və onlarda etik kontekst mühüm yer alır. Dünya dövlətləri tərəfindən atılan və müəyyən etik məzmun daşıyan bu kimi addımlar yeni normativ etikaların yaradılmasına böyük təkan verdi. Yeni

etikanın tələblərindən biri də bu idi ki, qəbul edilən etik qayda və hüquqlara, etik kodekslərə çox ciddiliklə riayət edilməlidir, etik qaydalar üçün istisnalar yoxdur və olmamalıdır. Etik düşüncənin, etiк davranışın, mənəvi normativlərin bütün insanlar üçün faydalı olduğunu nəzərə alınmalı, diqqətdə saxlanılmalıdır.

Müasir dövr biliklərin geniş inteqrasiyası və yeni sintezləri dövrü kimi də xarakterizə olunur. İyirminci əsrin ortalarından bəri cəmiyyətin həyatında, onun mədəni və elmi-texniki düşüncə tərzində, əməli naliyyətlərində və əmin-amanlığının təmin olunmasında nisbi dirçəliş və tərəqi bərqərar olur. Siyasi, iqtisadi, mədəni və mənəvi baxımından çox mürəkkəb, həm də xeyli ziddiyyətli olan belə bir şəraitdə insan-insan, insan-təbiət, insan – canlı aləm münasibətləri necə olmalıdır, insan hansı mədəni, əxlaqi və hüquqi dəyərlər zəminində yaşamalıdır, insanların öndər niyət və məqsədləri nələrə yönəlməlidir, bu kimi suallar fərdi (personal) düşüncə tərzini aşaraq milli və ümumibəşəri problem səviyyəsinə qədər yüksəlməli idi. Elmi-texniki və tibbi tərəqinin insan psixologiyasına, adamların davranış motivlərinə, emosional durumuna, əməli fəaliyyətinə və şüuruna təsiri heç vaxt bir mənalı olmayıb. Bu tərəqi müasir sivlizasiyanın bir növ rifah mənbəyi olmaqla yanaşı, həm də insan, onun yaşama mühiti, mədəni-ekoloji şəraiti, sağlamlığı üçün təhlükələr də yaradırlar. Əsas təhlükə təbiətin maddi və bioloji srukturunun pozulmasına, insan davranışının gözlənilməz əyintilərinə gətirib çıxarır. Həyat təhlükəsizliyinin çox ciddi olması ekoloji hərəkət ideologiyasını ön plana çıxartrdı. Təbii fəlakətlərin və xəstəliklərin qurbanları azmış kimi, insanların özləri özlərini və digər canlı varlıqları kütləvi sürətdə məhv etmələri, səhiyyənin təşkilində, tibbin inkişafında problemlər, müxtəlif sənayə sahələrində böyük həcmlərdə hasil edilən zərərli tulantılar, milyonlarla maşın və digər yanacaq mühərriklərinin havaya püskürdüyü acı tüstü və ziyanlı qaz qarışıqları müasir cəmiyyətin yaşama tərzini, ətraf mühitin ekoloji vəziyyətini xeyli sarsıdır, ciddi təbii narahatçılıq doğurur, insanlar qarşında yeni problemlər yaradırdı. Bütün bu real amillər və şəraitlər elmi təfəkkürün üzərinə дя böyük yük qoyurdu, onu yeni idraki ümumiləşdirmələrə, yeni elmi sintezlərə məcbur edirdi. Keçən əsrin ortalarından başlayaraq insanşünaslıq elmlərə çox yaxın olan, onlarla qaynayıb-qarışan yeni inteqrativ elmi-prakrik sahələrin yaradılması və inkişaf etdirilməsi də bu səbəblərə görə idi. Onlardan biri də Bioetika idi.

Bioetika qərbin biologiya və tibb sahəsində çalışan alimlərin təşəbbüsü ilə yarandı yeni məzmun daşıyan etik təlim kimi meydana gəldi. Buna qədər Avropada və Amerikada evalyosion etika, naturalistlik etika, “həyata pərəstiş” etikası kimi yeni baxışlar sistemi mövcud idi. Vaxtilə filosof və təbiətşünas Benedikt Spinoza ”Etika” əsərində göstərirdi ki, mən insanın şövq və hərəkətləri barədə elə danışmalıyam ki, sanki mən həndəsi cismlər, səthlər və xəttlər haqqında danışıram. Naruralistlik etik nəzəriyyələr isə israr edirdi ki, əxlaqi prinsiplərin kökündə təbii əsaslar (kosmik, bioloji, psixoloji, tibbi əsaslar) durmalıdır, təbiət elmlərinin və biososial analizlərin nailiyyətlərinə, təbiətşünaslığın və sosiologiyanın bəzi fundamental məsələlərin ətrafında gedən müzakirələrə söykənməlidir. “Həyata pərəstiş” etikası mütəfəkkir-həkim, Beynalxalq Nobel Sülh mükafatı laureatı A.Şveyserin adı ilə bağlı idi. Şveyserə görə həyat qarşısında pərəstiş, ehtiram hamının əxlaqı prinsipi olmalıdır. Bu prinsip bəşəriyyətin etik dirçəlişinin, universal etik normalarının hazırlanmasının əsasına çevrilməlidir “Mədəniyyətin fəlsəfəsi, mədəniyyət və etika” əsərində (1923) Şveyser insan üçün belə bir etik formulu təklif edir: Mən həyatam, yaşamaq istəyən həyat içində yaşamaq istəyirəm. O adam ki, həyatı qoruyur, o yaxşıdır, o adam ki, həyatı zədələyir və pozur - o pisdir. Hər kəs başqası naminə öz həyatının bir parçasını bəxş etməlidir. Ali və ibtidai həyat, daha qiymətli və az qiymətli həyat arasında uçurum, dərin fərq yoxdur. Heç bir həyat formasına, o cümlədən primitiv varlıqlara belə ikrah hissiylə baxmaq olmaz, onları ağılsızcasına məhv etmək günahdır. Kim bilir, əbədi həyat ağacının bu və ya digər budağı bu təbiət üçün nə qədər qiymətlidir. İnsanın dünyada varlığı zorakılıq, qəddarlıq, aclıq, müharibələr, təbiətin proqresivləşən ölümü ilə müşayyət olunmamalıdır. Nobel mukafatı laureatı etoloq K.Lorens isə bioloji əxlaq konsepsiyasını irəli sürür və gələcək bioetika elminin maraqlarının heyvanların davranışı haqqında elm olan etologiya ilə qovuşdurmağa çağırırdı.

Bioetika termini ilk dəfə amerikan bioloqu və onkoloqu V.R.Potter tərəfindən 1969-cu ildə elmə daxil edilmişdir. O bioetika məfhumunu biologiya + etika mənasında və ya bioloji etika kimi səsləndirməyib. Burada “bio” ifadəsi həyata aid olan mənada işlədilmişdir. “Etika” termini də Aristotelin dilində xasiyyət, adət, vərdiş, ruhi və ya mənəvi inanc, real davranma və idrak məqsədli səbəblər, rifah mənasında işlədilən leksik ifadələrdən törənmədir və eyni zamanda o dövrün öyüd-nəsihət praktikasında, təbibliyində, fəlsəfə və hüquq sahəsində işlək terminlərdən biri olmuşdur, daha çox əxlaq, mənəviyyat sferasına aid edilmişdir. Bioetikanın meydana gəlməsini şərtləndirən mühüm səbəblərdən biri həkimlərin peşəkar fəaliyyəti zamanı ortaya çıxan və tez-tez müzakirə mövzusuna çevrilən əxlaqı-mənəvi və ya deontoloji problemlər olmuşdur. Bu problemlər çox vaxt geniş

ictimaiyyətdən gizli olaraq müzakirə edilirdi. Təbabət, əsrlər boyu insanların şüurunda xəstəyə yüksək humanist qayğı bəsləmək ideyaları təbliğ edən və həyatda bu ideyalara riayət olunmasına çalışan peşə sahəsi kimi nüfuz və hörmət qazanıb. Lakin elmi-təcrübi, maddi və texniki təminat baxımından daima yüksələn, bir çox xəstəliklərə qarşı radikal həllilər tapan müasir tibb, eyni zamanda öz əvvəlki simasını qismən itirməyə başladı. Qeyri-adi və gizli tibbi-bioloji tədqiqatlar aparan, komersiya və biznes məqsədləri güdən bəzi həkimlər öz yolundan azdılar, xəstələr üzərində, onların razılığı olmadan və iradəsinin əksinə olaraq, tibbi təcrübələr aparmaqda maraqlı olublar, tibbi etikaya, "Hippokratin andına məhəl qoymayıblar. 20-ci əsr tibb tarixində baş vermiş və illər keçəndən acıqlanmış bu kimi faktlar geniş ictimaiyyətin haqlı təşvişinə, narazılığına səbəb olmaya bilməzdi. Məşhur Nyurenberq Beynalxalq Məhkəmə prosesi zamanı alman nasist-həkimlərə qarşı qaldırılan ittihamlarda göstərilirdi ki, onlar ikinci dünya müharibəsi gedişində faşist Almaniyasına deportasiya edilmiş yüz minlərlə mülki şəxslər, uşaqlar, əsir edilmiş hərbiçilər üzərində konslaqerlərdə qəddar tibbi təcrübələr aparmış, yetmiş minə yaxın insan bu yolla ölümə məhkum etmişlər. Başqa bir fakt 1967-ci ildə Cənubi Afrika Respublikasında professor K.Bernardin xəstəyə ürək köçürmə cərrahi əməliyyatından xeyli sonra (bu əməliyyatda klinik ölüm halında olan və hələ tam can verməmiş bir qadının ürəyini başqa xəstəyə köçürmüşdü) transpantalogiya elmi və praktikası ictimai dedi-qoduların mövzusunda çevrildi. İnsandan insana və ya heyvandan insana orqanların öçürülməsi bir sıra etik problemləri ortaya qoydu. ABŞ-ın və Avropanın bəzi klinikalarında iri formasept şirkətlərin təklif etdıкləri və ilk təcrübi yoxlamalardan keçirilmiş şübhəli preparatların ruhi xəstələr və yoluxucu xəstəliklərə tutulan insanlar üzərində gizlicə sınaqlardan çıxarılması, bu cür preparatların geridə qalmış Afrika və Asiya ölkələrində böyük həcmlərdə satılması faktları da açıqlandı. İngiltərədə və ABŞ-da biotibbi və evginik məqsədlər güdən embrioloji tədqiqatlar, gen mühəndisliyi, klonlaşdırma və süni mayalanma yolu ilə orqan və toxumaların hazırlanması, insanda və ya heyvanda süni repraduksiya texnologiyaları üzərində işlər haqqında faktlar da geniş içtimaiyyətə məlum oldu və neqativ əks-səda doğurdu. Keçmiş SSRİ-də nüvə silahı sınaqları bəzən əhalisi seyrək olan rayonlarda, əlalini xəbərdar etmədən, həyata keçirilməsi faktları da üzə çıxmışdı. Bütün bu antihumanist xarakterli biotibb eksperimentlər bioetika üzrə sözü keçən dövlət və içtimai təşkilatların, beynalxalq assosiosiyaların yaradılmasına böyük təkan verdi. Keçən əsrin 60-cı illərinin əvvəlində ABŞ-ın Sietli şəhərində "Süni böyrək" mərkəzi yanında etik komitə yaradıldı və komitə süni böyrək aparatlarında hemodializə məruz qoyulacaq xəstələrin seçimi ilə məşğul idi. İlk biotik milli komitələt Avstraliya və Yeni Zenlandiyada, sonralar isə ABŞ-da, Kanadada, bəzi Avropa ölkələrində, 90-cı illərdən başlayaraq Russiyada, Yaponiyada və Çində yaradıldı (Лапухин, 2001). 1993-cü ildən Beynalxalq Bioetik Assosiasiya fəaliyyət göstərir. 94-cü ildən etibarən Azərbaycanda UNESKO xəttiylə Bioetika, Elmi Biliklər və Texnologiyaların Etikası üzrə Milli Komitə fəaliyyət göstərməyə başladı. Bioetika haqqında ilk fundamental əsərlərin işıq üzü görməsi 1974-cü ildən başlanır. V.R.Potterin "Bioetika: gələcəyə körpü" adlı məşhur kitabı (1974) geniş oxucuların böyük marağına səbəb olmuşdu. Potterin fikrincə, bioetika bu, bioloji biliklərin və insan dəyərlərinin birliyi, onun yeni konsepsiyasıdır. ABŞ-da nəsr edilən dörd cildlik "Bioetika Ensiklopediyası" (1978, 1995). B.T.Liroy Noltersin "Bioetikada müasir baxışlar" (1994), Ç.Bernard, Ç.Valver və D. Klozerin "Bioetika: Əsaslara qayıdış" (1997), B.T.Liroy və F.Ceymsin "Biotibbi etika" (2003), A.N.Orlovun "Kilinik bioetika" (2003), Azərbaycan akademik nəşri olan "Bioetika" (2009) kimi əsərlər ictimaiyyəti qayğılandıran bir sıra biotik məsələlər barədə bilgiləri əks etdirir. Beynalxalq aləmdə bioetikaya dair xüsusi jurnallar çap olunur. Onlardan "Etika üzrə Komitələrin və Səhiyyə etikasının Beynalxalq jurnalı", "Nəzəri tibb və fəlsəfə jurnalı", "Səhiyyə etikası üzrə Kembric kvartal jurnalı" göstərmək olar. Son illərdə bioetika üzrə vaxtaşırı beynalxalq elmi konqreslər, simpoziumlar və konfranslar keçirilmişdir. Bu elmi forumlarda biotibb təcrübələrin etik tərəfləri, həkimlərin və səhiyyə sistemi qarşısında qoyulan tələblər, təcrübələrdə istifadə edilən heyvanlara humanist münasibət, ekoloji-mədəni mühit problemləri tez-tez müzakirə edilib (Ağayev və Hacıyev, 2003, 2004-2005; Копаладзе, 2009). Bioetika ən müasir bilik sahələrindən biridir. Insanları yeni ruhda düşündürən, onlarda həyata və öz əməllərinə yeni baxışları formalaşdıran, elmi-fəlsəfi, biotibb və tibbi-praktik yönlü, təbiətə, insanlara və küllü heyvanlara qəddarcasına yanaşma metodları lənətləyən və onlara qarşı mübarizə aparan, mərhəmət və xeyrxahlığa çağıran yüksək əxlaqi-mənəvi, dəyərləri təbliğ edən bir ideologiya kimi inkişaf edir. Sonda yazıçı və səyyah Antuan Sent Ekzüpürinin çox sadə və həm də dərin mənalı sözlərini xatırlamaq isrərdik. O deyib: əgər kimsə çəməndə gülü dərib və onu qoxlayıb atırsa, bu əxlaqsızlıqdır, əgər kəndçi çəməni biçib öz mal-qarası üçün ot tədarük edirsə, ona haqq qazandırmaq olar…

ƏDƏBİYYAT

Ağayev T.M., Hacıyev Ş.M. (2003) Tibbi-bioloji təcrübələrə bioetik baxış: nəzəri-praktik aspektlər. Dirçəliş - XXI əsr: 82-83.

Ağayev T.M., Hacıyev Ş.M. (2004-2005) Fizioloji və biokimyəvi tədqiqatlarda bioetik prinsip və normalar haqqında Dirçəliş - XXI əsr: 62.

Богомолов А.С. (1985) Античная философия, М., МГУ: 177 с.

Гусейнов Н.А. (1985) Введение в этику. М., МГУ: 208 с.

Иванов В.Г. (1980) История этики Древнего мира. Под ред. В.Г. Иванова. Л., Изд-во Ленингр. ун-та: 224 с.

Копаладзе Р.А. (2009) Биоэтика и эволюция биомедицинского экеперимента от Алкемона до Павлова. Успехи физиологических наук, М.: Наука **40(3):** 89-104.

Лапухин Ю. (2001) Биоэтика в России. Вестник РАН **71(9):** 771-774.

Мусский И.А. (2000) Сто великих мыслителей, М., Вече: 687 с.

Орлов А.Н. (2003) Клиническая биоэтика: избранные лекции. М., Медицина: 359 с.

Урбанаева И.С. (1988) Основания етического знания и единая наука. Новосибирск, Наука: 48 с.

М.Т. Аббасова, Ш.М. Гаджиев, Т.М. Агаев

Путъ от Этики к Биоэтике: Вызов Новому Образу Рассуждения, Милосердию и Добродетелю

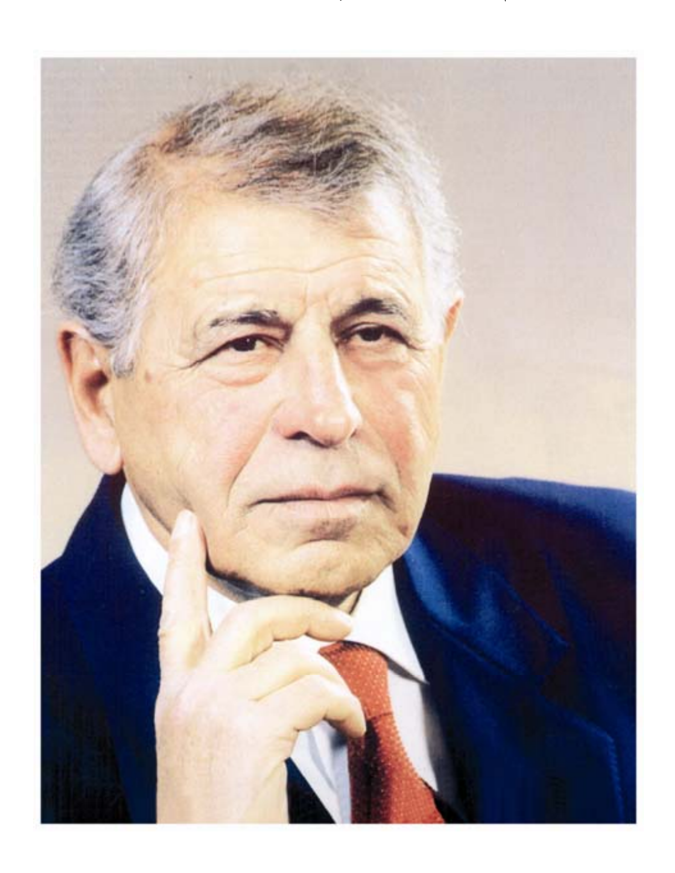
В статье рассматриваются исторические, философски-этические, естественнонаучные и медико-биологические предпосылки и аспекты возникновения и развития биоэтики как новой науки, основные цели и назначения ее в современной жизни, проблемы и задачи, стоящие перед ней при сегодняшней реальности морали и нравственности общества и человека.

M.T. Abbasova, Sh. Hadjiyev, T.M. Agayev

The Way from Ethics to Bioethics: Challenge to Novel Way of Consideration, Mercifulness and Virtue

The article concerns historical, philosophy-ethical, natural scientific and medico-biological backgrounds and aspects of advent and development of bioethics as a new science, its main goals and duties in the modern life, problems and tasks to be solved by it in today realities of morality of the society and humans.

ЖИЗНЬ, ПОСВЯЩЕННАЯ ПОЗНАНИЮ ТАЙНЫ ФОТОСИНТЕЗА



Фотосинтез, благодаря которому существует жизнь на Земле, является очень сложным и уникальным процессом,. Со времени открытия фотосинтеза в течение 240 лет многие исследователи различных специальностей отдавали свои силы, талант и посвятили свою жизнь изучению этого сложного жизненного процесса. За это время первые робкие догадки оформились в научную дисциплину, однако её границы и сейчас ещё смутно определены. За выдающиеся открытия, занявшие достойное место в истории науки, только в этой области присуждены тринадцать Нобелевских премий. Однако, несмотря на значительные успехи в поисках, в настоящее время во многих странах мира сотни тысяч ученых заняты исследованием отдельных аспектов этого уникального процесса. Ибо трудно найти какие-либо природные явления, не соприкасающиеся с фотосинтезом. Овладение им сулит многое: понимание сокровенных тайн жизни, обуздание солнечной энергии, искусственный синтез углеводородов, жиров и белков… Такой насущной проблеме, уникальной как по своей природе, так и с позиций ее исследования, посвятил свою жизнь и азербайджанский ученый ***Джалал Алирза оглу АЛИЕВ***.

Джалал Алиев родился 30-го июня 1928 года в городе Нахчыван Азербайджанской Республики. В 1944 году он окончил факультет естествознания Нахчыванского двухгодичного педагогического института и в 1951 году - с отличием биологический факультет Азербайджанского Государственного Университета. Еще, будучи студентом третьего курса (с 1948 г.), привлекший педагогов своим интересом к науке, *Д.Алиев* был приглашен на должность лаборанта на кафедру физиологии растений, и избирал эту отрасль биологии для будущей научной деятельности. Заканчивает аспирантуру Академии наук Азербайджана по специальности физиология растений (1954 г.) и защищает диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук по теме “Влияние микроэлементов на развитие и урожайность пшеницы” (1955 г.). Дальнейшее развитие научных исследований в избранном направлении нашло отражение в докторской диссертации “Фотосинтетическая деятельность, минеральное питание и продуктивность растений” (1971 г.). С 1951 года по настоящее время *Д.Алиев* проводит исследования в отделе физиологии растений и биотехнологии Азербайджанского Научно-исследовательского Института земледелия, а с 1971 года, параллельно, – в созданном им отделе фундаментальных проблем биологической продуктивности в Институте ботаники Национальной Академии наук Азербайджана. В 1976 году он был избран член-корреспондентом, а в 1980 году действительным членом Академии наук Азербайджана. В 1981-1990 гг. *Д.Алиев* работал академик-секретарем Отделения биологических наук АН Азербайджана.

Д.Алиев является иностранным членом Российской Академии сельскохозяйственных наук (1995 г.), Украинской Академии аграрных наук (1995 г.) и Академии аграрных наук Республики Беларусь (1996 г.); членом Международного общества по Молекулярной Биологии Растений (1994 г.); членом Американского общества Биологов Растений (1994 г.); членом Международного общества по Исследованию Фотосинтеза (1995 г.); членом общества Физиологов Растений Японии (1997 г.); членом Международного общества по Клеточному Стрессу (1998 г.). ***Д.Алиев*** – член Президиума НАН Азербайджана; председатель Руководящего Комитета по Генетическим Ресурсам Растений и руководитель Национальной Программы по Генетическим Ресурсам (1996 г.); председатель Национального Комитета по биоэтике, этике науки и технологии при ЮНЕСКО (1999 г.); уполномоченный представитель Международного общества по охране новых сортов растений (2004 г.); председатель Азербайджанского общества Биохимиков и Молекулярных Биологов (1999 г.); президент фонда “Развитие Новых Направлений

Биологической Науки” (***BEYSIF***) (1994 г.).

Более 60 лет активной творческой деятельности *Д.Алиева* посвящено исследованиям теории фотосинтетической продуктивности как основы урожайности сельскохозяйственных растений, главным образом, пшеницы. Круг этих исследований охватывает физиологические, биофизические, биохимические и молекулярно-генетические основы продуктивности растений, а также изучение продукционных процессов на всех уровнях структурно-функциональной организации жизнедеятельности растительного организма - от молекулярного уровня до целого растения и посева. Уникальная работоспособность, помноженная на природное дарование, - вот формула успеха, которого достиг Джалал Алиев в самых разных направлениях своей многогранной деятельности.

Джалал Алиев одним из первых в мире предвидел необходимость дальнейшего развития биологической науки в синтезе с другими науками, в особенности, с математикой, кибернетикой, химией, физикой, компьютерными и информационными технологиями и т.д. Работы именно в этих новых направлениях современной биологической науки академик всячески поощрял. С начала 70-х годов *Д.Алиевым* была начата подготовка научного коллектива из выпускников вузов по разным специальностям: биологии, химии, физике, математике, агрохимии. Благодаря стыковке этих научных дисциплин в нашей республике впервые стало возможным применение математических методов и компьютерной технологии при решении теоретических и практических вопросов биологии и сельского хозяйства. Десятки талантливых молодых ученых продолжили свое образование по его рекомендации в престижных научно-исследовательских центрах России и всего мира. В этой сфере деятельности следует особо отметить налаживание и расширение научных связей с ведущими научно-исследовательскими институтами и крупными учёными Москвы, Санкт-Петербурга, Новосибирска, Киева и др. Сейчас они испытывают глубокую благодарность к своему Учителю, подарившему им путевку в большую науку.

Развивая исследования в области физико-химической биологии в Азербайджане, в частности, биохимии и биофизики, *Д.Алиев* заложил основы развития новых направлений исследований - молекулярной биологии, молекулярной генетики, генной и клеточной биотехнологии, математической биологии и биоинформатики в республике.

В противоположность распространенному ранее представлению о расточительстве фотодыхания, 40-летними разносторонними исследованиями по интенсивности газообмена, метаболизму углерода и активности фермента РБФК/О с использованием контрастных по продуктивности генотипов пшеницы и выращенных в полевых условиях доказано, что фотодыхание является одним из эволюционно сформировавшихся жизненно-важных метаболических процессов и стремление различными способами снизить фотодыхание с целью повышения продуктивности растений несостоятельно. Расшифрованы полные нуклеотидные и аминокислотные последовательности ключевых ферментов фотосинтеза и фотодыхания – фосфоенолпируваткарбоксилазы и фосфоглюколатфосфатазы.

Первое место в исследованиях ключевых ферментов фотосинтеза отведено карбоангидразе, играющей важную роль в фотосинтетической деятельности растений. Впервые получены кристаллы растительной карбоангидразы из листьев нута (*Cicer arietinum)*. Подробно исследована структурно-функциональная организация карбоангидразы высших растений и предложена молекулярная модель ее четвертичной структуры. Показано, что карбоангидраза двудольных растений в отличие от животной карбоангидразы является олигомерным белком - октамером, состоящим из 8 идентичных субъединиц, каждая из которых содержит один атом цинка. Результаты этих исследований отражены в монографии Д.Алиева и Н.Гулиева «Карбоангидраза растений» (1990).

Изучена структурно-молекулярная организация фотохимических систем хлоропластов и предложена модель топографии пигмент-белковых комплексов в тилакоидной мембране хлоропластов, распределения и ориентации отдельных пигментов в данных комплексах. Исследованы структурно-функциональные взаимоотношения в фотосинтетических мембранах и предложены механизмы динамики зарядов в реакционных центрах и в каталитическом центре окисления воды фотосистемы II, а также фотосинтетическая способность хлоропластов в онтогенезе различных генотипов пшеницы. Исследована возможная роль фотосинтетических изменений в адаптации растений к экстремальным условиям выращивания. Эти результаты отражены в приоритетных международных журналах и в монографиях (Д.А.Алиев, И.В.Азизов, Э.Г.Казибекова «Фотосинтетическая способность и развитие хлоропластов в онтогенезе пшеницы» Баку: Элм, 1988; С.Ю.Сулейманов, И.М.Гусейнова, Д.А.Алиев «Структурно-молекулярная организация пигмент-белковых комплексов высших растений» Баку: Элм, 2009).

По результатам исследований первичных

процессов фотосинтеза выявлен ряд генотипов с высокой фотохимической активностью при соответствующей им морфофизиологической характеристике, использование которых в комплексе с изученными фотосинтетическими признаками, сопряжёнными с интенсивностью работы листьев и продуктивностью растений, дало начало созданию новых перспективных сортов. Развитие этих исследований позволило утвердить наличие связи между фотосинтетическим электронным транспортом, ассимиляцией CO_2 и продуктивностью. Научные и практические результаты исследований Д.Алиева в области фотосинтетической деятельности растений отражены в монографиях (Д.А.Алиев «Фотосинтетическая деятельность, минеральное питание и продуктивность растений» (Баку, 1974) и D.A.Aliev, Z.I.Akperov «Fotosinteza şi recolta de soia» (Кишинев, 1998)).

Исследованиями показателей и признаков фотосинтетической деятельности, морфофизиологических и агрономических особенностей, факторов внешней среды с результатами изучения реальных и потенциальных возможностей генотипов пшеницы были разработаны принципы, определяющие высокую продуктивность и урожайность пшеницы «идеального» типа. Возможность наследственной передачи этих и других полезных признаков лежит в научной основе проводимых автором селекционных работ.

С целью изучения закономерности распределения в почвенно-растительном покрове долгоживущих нуклидов на основе анализа цикла миграции этих элементов в системе почва-растение дана общая биогеохимическая картина круговорота стронция-90 и цезия-137 в почвенно-растительном покрове Азербайджана, установлены прогнозы возможного загрязнения растений и разработаны практические рекомендации. Результаты исследований в данной области отражены во многих статьях и монографиях (Д.А.Алиев, М.А.Абдуллаев «Стронций-90 и цезий-137 в почвенно-растительном покрове Азербайджана» Москва: Наука, 1983; Д.А.Алиев, М.А.Абдуллаев «Искусственные и естественные радионуклиды в почвенно-растительном покрове Азербайджана» Москва: Россельхозакадемия, 1996).

В настоящее время успешно продолжаются работы по молекулярной биологии фотосинтеза. Изучена структурно-функциональная организация хлоропластного генома высших растений, создана геномная библиотека хлоропластной ДНК *Cicer arietinum*, с помощью векторных систем осуществлен перенос чужеродных генов и получены растения-регенеранты. Осуществлен индуцированный морфогенез в культуре клеток пшеницы и реконструированы растения, послужившие исходным материалом в селекции. Отработана схема клонального размножения различных сельскохозяйственных растений методом клеточной биотехнологии для получения посадочного материала. Выяснены молекулярно-генетические механизмы синтеза и сборки пигмент-белковых комплексов в фотосинтетических мембранах пшеницы. Используя различные молекулярные маркеры определены локусы и гены, ответственные за засухоустойчивость генотипов пшеницы. Изучены биохимические пути передачи внеклеточных сигналов, вырабатываемых окружающей средой клеток. Для идентификации геномов различных видов рода *Triticeae* получены специфичные CAPS маркеры и изучен их полиморфизм. Впервые в Азербайджане на плодовых деревьях и овощных культурах на молекулярном уровне идентифицированы фитоплазма и ДНК-содержащие вирусы.

Лаборатория биоинформатики, созданная Д.Алиевым в отделе Фундаментальных проблем биологической продуктивности Института ботаники НАНА, является единственной в Азербайджане. Сотрудники этой лаборатории занимаются исследованием закономерностей организации, функционирования и эволюции геномов высших растений, созданием баз данных по промоторам растений и разработкой компьютерных методов анализа молекулярных механизмов регуляции транскрипции генов. К сегодняшнему дню, выявлены особенности переноса ДНК органелл в ядерный геном, организации и экспрессии генов в ядерном геноме риса и арабидопсиса, создана база данных PlantProm по промоторам РНК-полимеразы II (Pol II) и разработана компьютерная программа высокой точности - TSSP-TCM для идентификации Pol II промоторов растений. Созданы многие компьютерные программы для подробного изучения кристалллической структуры макромолекул (Асаф Саламов, Ильхам Шахмурадов, Гариб Муршудов и др.).

Фундаментальные работы, проводимые под руководством *Д.Алиева* направлены на разработку молекулярно-генетических основ высокой продуктивности генотипов пшеницы, созданию сортов, устойчивых к экстремальным факторам внешней среды, разработку теоретической основы высокой продуктивности целого растения и изучению молекулярной биологии фотосинтеза. Интеграцией многосторонних аспектов исследования фотосинтеза в итоге создано представление о так называемом "хорошем" фотосинтезе и об «идеальной» пшенице, предопределяющим высокий и качественный урожай. Создан богатейший генофонд пшеницы, охватывающий не-

сколько тысяч генотипов. В результате проведенных исследований создан целый ряд сортов твердой *(Triticum durum* L.*)* и мягкой *(Triticum aestivum* L.*)* пшеницы, таких как Гарагылчыг-2, Вугар, Шир Аслан-23, Баракатли-95, Алинджа-84, Тертер, Гийматли-2/17, Акинчи-84, Азаматли-95, Нурлу-99, Гырмызы гюль, Рузи-84, Гобустан-99, Тале-38 и др. с урожайностью 7-8 т/га и отличным качеством зерна. Эти сорта занимают большую часть посевной площади пшеницы Азербайджана и дали хорошие показатели в Туркмении, Узбекистане и Грузии.

По инициативе *Д.Алиева* подготовлено и защищено свыше 300 научных кадров. Более 80-ти кандидатов и 11 докторов наук подготовлены самим *Д.Алиевым*. Он создал научную школу, и его многочисленные ученики работают в институтах нашей страны и за ее рубежом. Достижения сделанных работ находят свое отражение также в многочисленных публикациях в авторитетных международных периодических изданиях. *Д.Алиев* является автором более 550 научных публикаций, в том числе 23 монографий и книг, опубликованных в республиканской и международной печати. *Д.Алиев* способствовал развитию исследований по физико-химической биологии, будучи членом многих научных и ученых советов.

Одним из основных направлений широкой научной и организаторской деятельности академика *Д.Алиева* является изучение и разработка теоретических основ и методологий, а также организация действий по сохранению и эффективному использованию биоразнообразия в Азербайджане. Под его руководством была создана и выполняется Национальная Программа Азербайджана по Генетическим ресурсам растений (ГРР), подготовлены Национальные доклады по ГРР и по биоразнообразию, разработана Национальная Стратегия и План Действий по сохранению и рациональному использованию биоразнообразия. Ему принадлежит огромная заслуга в становлении и развитии Национального Генбанка.

Джалал Алиев также является одним из организаторов Национального Комитета по биоэтике, этике науки и технологий при ЮНЕСКО, созданного в 1999 г. Основная цель Национального Комитета заключается в успешном регулировании прав человека и достоинств медицинской и биологической наук в соответствии с биоэтическими принципами Азербайджанского законодательства, в применении биоэтических принципов в практике повседневной жизни людей и др. Изучаются биоэтические проблемы исследований в современной биологии, сельском хозяйстве и медицине и выясняются пути их решения.

Любимая работа, тот самый неустанный поиск Истины отличает талантливого ученого от бездарного ремесленника. Не случайно это слово является одним из самых любимых в лексиконе Джалала Алиева. Слова «правдивый», «настоящий» как нельзя лучше подходят и к нему самому, к его характеру и человеческим качествам. Всю свою жизнь Джалал Алиев отдал НАУКЕ, ПРИНЦИПАМ ЧИСТОТЫ НАУКИ И ТОРЖЕСТВА ИСТИНЫ.

Оценка, вполне достойная того, что Джалал Алиев сделал в науке и для науки, прозвучала из уст самых известных, выдающихся ученых мирового масштаба. Их беспристрастные, объективные мнения о научно-теоретических и практических результатах работы Джалала Алиева и руководимого им коллектива дорогого стоят.

О Д.Алиеве пишет его друг, **академик РАН И.А.Тарчевский**:

«Если попробовать дать оценку образа Д.А.Алиева, который сложился у меня за все это время, то первое, о чем можно было бы сказать - это великий Труженик. Но только трудолюбие не сделало бы из него крупного ученого. Мы знаем немало примеров того, как талантливые научные работники не смогли проявить себя в должной мере из-за отсутствия этого качества. У Д.А.Алиева - счастливое сочетание обоих качеств. Плюс - выдающиеся организаторские способности. Еще одно качество Д.А.Алиева - скромность. Научная скромность - я никогда не слышал от него завышенной оценки итогов своей работы или работы возглавляемых им коллективов».

«Если бы не были заслуги академика Д.Алиева в области биологии, какими успехами отчитывалась бы Азербайджанская наука?!» **(академик Г.И.Марчук).**

«Проводимые под руководством академика Алиева биотехнологические изыскания - это исследования мирового уровня» **(академик РАСХН В.И.Фисинин).**

«Азербайджан должен гордиться тем, что имеет такого преданного сына, на которого можно возложить надежды за дальнейшее развитие биологической науки и сельского хозяйства. Я считаю, что если Нобелевская премия присуждается за результаты какой-либо определенной работы, то Джалал Алиев достоин еще большей награды за каждое из тех научных направлений, которые он развил в комплексе своих исследований и реализовал на практике» **(доктор С.Бенивал, ICARDA).**

Строгая принципиальность, талант научного предвидения, стремление к познанию неизвестного, внимание к воспитанию молодых на-

учных кадров, присущие ***Д.А.Алиеву***, гармонично дополняются его личным обаянием и доброжелательностью, которые ощущают его сотрудники, ученики и коллеги. Господь Бог редко создает людей такой поразительной силы воли и такой цельности натуры, как **Джалал Алирза оглы Алиев**.

Д.Алиев – заслуженный деятель науки (1982 г.), удостоен медали «За Доблестный Труд в Великой Отечественной Войне 1941-1945 гг.» (1946 г.), дважды удостоен ордена Трудового Красного Знамени (1978 и 1986 гг.) и многих других медалей. В 1998 году за большие заслуги в развитии науки награжден высшей наградой Азербайджанской Республики - орденом *Независимости,* в 2003 году орденом *Славы* Грузинской Республики и почетным дипломом Президента Азербайджанской Республики (2008). Четырежды (1995; 2000; 2005 и 2010 гг.) избран в Милли Меджлис Азербайджанской Республики.

На сегодняшний день, казалось бы, сделано все возможное, достигнуты все мыслимые высоты. Научные труды академика получили мировое признание, а сам он удостоен многих высших наград и почетных званий. Создана уникальная школа, выпестованы достойные ученики, успешно работающие как в Азербайджане, так и в ведущих научных центрах СНГ, США, Канады, Японии, Южной Кореи, Австралии, Израиля и стран Европы. Его ученик Гариб Муршудов – первый азербайджанец, который приглашен в Кембридж - один из старейших и крупнейших университетов в мире. Видади Юсибов - исполнительный директор Fraunhofer USA Центра Молекулярной Биотехнологии в Ньюарке, штат Делавэр, признан журналом «Эсквайр» одним из 10-ти «самых лучших и прославленных» умов в американской науке. И список таких его учеников можно долго продолжать...

Однако истинный ученый никогда не почивает на лаврах, ему присущи вечная неудовлетворенность собой и достигнутым и нацеленность на новые свершения и горизонты. В настоящее время **академик Джалал АЛИЕВ** продолжает плодотворные научно-исследовательские работы и поиски новых направлений развития биологической науки, и мы верим, что он еще впишет в книгу жизни немало ярких запоминающихся страниц.

Президент НАН Азербайджана,
академик Махмуд Керимов

Академик-секретарь
Отдела биологических наук,
лауреат государственной премии СССР
академик Ахлиман Амирасланов